



AGRICULTURAL RESEARCH INSTITUTE  
PUSA







# GENETICA

3753



1491



# Genetica

21.  
J. R. L.

## Nederlandsch Tijdschrift voor Erfelijkheids- en Afstammingsleer

REDACTIE:

DR. J. P. LOTSY (Velp)

Secretaris der Redactie: DR. M. J. SIRKS (Wageningen)

Met medewerking van: Dr. D. L. BAKKER (Alkmaar), Dr. A. M. BENDERS (Santpoort), Dr. P. J. S. CRAMER (Buitenzorg), Prof. J. L. FRATEUR (Leuven), Dr. A. E. VAN GIFFEN (Haren bij Groningen), Dr. J. W. C. GOETHART (Leiden), Prof. Dr. H. J. HAMBURGER (Groningen), Mevrouw Dr. M. A. VAN HERWERDEN (Utrecht), Dr. W. J. JONGMANS (Haarlem), Prof. Dr. H. J. JORDAN (Utrecht), Prof. Dr. J. H. F. KOHLBRUGGE (Utrecht), Dr. K. KUIPER (Rhenen), Prof. H. K. H. A. MAYER GMELIN (Wageningen), Prof. J. H. W. TH REIMERS (Stellenbosch, Z.-Afrika), Dr. S. L. SCHOUTEN (Utrecht), Prof. A. M. SPRENGER (Wageningen), Mevrouw Prof. Dr. T. TAMMES (Groningen), Dr. P. TESCH (Haarlem), Dr. K. TIEBES (Huizen N.-H.), Prof. Dr. M. J. VAN UVEN (Wageningen), Dr. P. J. WAARDENBURG (Arnhem), Mevrouw Dr. A. F. A. S. VAN WESTRIENEN (Rotterdam), Prof. Dr. C. VAN WISSELINGH (Groningen).

TWEEDE DEEL



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF

1920



# INHOUD.

## VERHANDELINGEN.

	Blz.
BENDERS, A. M., Het percentage der verwantenhuwelijken . . . . .	51
— A. M., Onze constitutie . . . . .	301
FRETS, G. P., De polymerietheorie getoetst aan de erfelijkheid van den hoofdvorm . . . . .	115
KOOIMAN, H. N., Eenige opmerkingen naar aanleiding van Lotsy's artikel „De oenotheren als kernchimeren”. . . . .	235
KROON, H. M. en PLANK, G. M. VAN DER De inschrijving van paarden in de stamboeken, met 3 afbeeldingen . . . . .	347
KUIPER, K. JR., Onderzoekingen over kleur en teekening bij runderen. Naar experimenten van R. HOUWINK HZN. Met 5 afbeeldingen . . . . .	137
— Steriele soortsbastaarden, met 6 afbeeldingen . . . . .	289
LOTSY, J. P., Cucurbita-strijdvragen. De soortquaestie. — Het gedrag na kruising. — Parthenogenese? II. Eigen onderzoekingen met 9 afbeeldingen en 1 gekleurde plaat . . . . .	1
— Eenige resultaten van het Oenothera-jaar 1920. Met 57 afbeeldingen en 1 gekleurde plaat . . . . .	481
— Een opwekking om voort te gaan met het kruisen van individuen tot verschillende linneonten van het geslacht Verbascum behorend . . . . .	22
— Heribert Nilsson's onderzoekingen over soortsvorming bij Salix met opmerkingen mijner zijds omtrent de daarin en in publicaties van anderen uitgeoefende kritiek aan mijn soorten-definitie. . . . .	162
— Oenothera-Proeven in 1919. Met 8 afbeeldingen en een uitslaande tabel . . . . .	200, 385
— Over Gallus temminckii G. R. Gray en over de eikleur der wilde hoenderlinneonten met een afbeelding . . . . .	400

LOTSY, J. P., Theoretische steun voor de kruisingstheorie. .	214
PLANK, G. M. VAN DER, Kruising van Yersey met zwartbont vee	300
PRZIBRAM, HANS, Het ontstaan, de inrichting en de werking van het in het Weensche vivarium ondergebrachte instituut voor biologisch onderzoek, vertaling van J. A. BIERENS DE HAAN. . . . .	405
SIRKS, M. J., De analyse van een spontane boonenhybride .	97
— Erfelijkheids- en selectieonderzoekingen bij Viciasoorten, I. De navelkleur van <i>Vicia faba</i> . . . . .	193
— Prae-mendelistische erfelijkheidstheorieën, met 3 afbeel- dingen. . . . .	323
— Verwantschap als biologisch vraagstuk. . . . .	27
REGISTER . . . . .	557

## BOEKBESPREKINGEN.

(blz. 54—96; 189—192; 244—288; 365—384; 451—480; 529—556).

- ACKERT, J. E., Effect of selection in *Paramaecium*, door M. A. v. HERWERDEN (244). — AKERMAN, A., Speltlike bud-Sports in common wheat, door M. J. SIRKS. (365).
- BARTSCH, P., Experiments in the Breeding of Cerions, door J. P. LOTSY. (366). — BRACHET, A., L'Oeuf et les facteurs de l'Ontogénèse, door M. A. v. HERWERDEN. (189). — BREITENBECHER, J. K., The relation of water to the behavior of the potato beetle in a desert, door SIRKS. (274) — BROMAN, IVAR, Das sogenannte biogenetische Grundgesetz und die moderne Erblichkeitslehre, door M. A. v. HERWERDEN. (529). — BUYTENDIJK, F. J. J. Psychologie der dieren door J. A. BIERENS DE HAAN. (367).
- CALKINS, G. N. and L. H. GREGORY, Variations in the progeny of a single exconjugant of *Paramaecium caudatum*, door M. A. v. HERWERDEN. (244) — CASTLE, W. E., Studies of heredity in rabbits, rats and mice, door SIRKS. (248). — CHAMBERS, R., The visible Structure of Cell Protoplasm and Death Changes, door M. A. v. HERWERDEN. (251). — COLLINS, E. J., Sex segregation in the Bryophyta, door H. N. KOOIMAN. (253). — CORRENS, C Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischt-geschlechtiger Pflanzen, door J. P. BANNIER. (451). — COULTER, MERLE C., Inheritance of aleurone color in maize, door J. P. BANNIER. (452).
- DAHLGREN, K. V. OSSIAN, Erblichkeitsversuche mit einer dekandrischen *Capsella bursa pastoris*. (L.), door M. J. SIRKS. (254). — DOYER, J. J. TH., Proeve van een onderzoek omtrent het familiair en hereditair voorkomen van tuberculose volgens de wetenschappelijke genealogische methode, door

- A. M. BENDERS. (453). — DUERDEN, J. E., Absence of Xenia in Ostrich eggs, door J. P. LOTSY. (54). — DÜRKEN B., Einführung in die Experimentalzoölogie, door M. J. SIRKS., (55). — EAST E. M. and D. F. JONES, Inbreeding and outbreeding, their genetic and sociological significance door M. J. SIRKS. (370).
- EICHWALD, E. und A. FODOR, Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie, door M. J. SIRKS. (58). — EMBODY, G. C., Artificial hybrids between pike and pickerel, door J. P. LOTSY. (59). — ERDMANN, RH., Endomixis and size variations in pure lines of *Paramaecium aurelia*, door M. A. v. HERWERDEN. (244).
- FEENSTRA-SLUITER, C., Waarnemingen en beschouwingen over bloei, bevruchting en zaadvorming bij *Cinchona Ledgeriana* Moens, door SIRKS. (255). — FISCHER, ED., Der Speziesbegriff und die Frage der Spezies-Entstehung bei den parasitischen Pilzen, door H. A. A. v. D. LEK. (459). — FISCHER, ED., Interessantes Vorkommen einer exotischen Phalloidee in Europa; Nochmals der *Anthurus* von Hengelo, door H. A. A. v. D. LEK. (530). — FLEISCHER, B. en W. Josenhans, Ein Beitrag zur Frage der Vererbung der familiären Sehnervenatrophie, door A. M. BENDERS. (532). — FRANCÉ, R. H., Der Parasitismus als schöpferisches Prinzip, door H. A. A. v. D. LEK. (462). — FRANZ, V., Die Vervollkommung in der lebenden Natur. Eine Studie über ein Naturgesetz, door M. J. SIRKS. (464). — FRUWIRTH, C., Die Umzüchtung von Wintergetreide in Sommergetreide, door H. N. KOOIMAN. (255). — FRUWIRTH, C., Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, Bnd. IV. Die Züchtung der vier Hauptgetreidearten und der Zuckerrübe, 3e Auflage, door SIRKS. (256). — FRUWIRTH, C., Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, Band III. Die Züchtung von Kartoffel, Erdbirne, Lein, Hanf, Tabak, Hopfen, Buchweizen, Hülsenfruchtern und kleeartigen Futterpflanzen, door SIRKS. (256).
- GOLDSCHMIDT, R., Der Mendelismus in elementarer Darstellung, door M. J. SIRKS. (532). — GOLDSCHMIDT, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft, door M. J. SIRKS. (533). — GOTSCHLICH, Ueber Werden und Vergehen der Infektionskrankheiten, door A. M. BENDERS. (60). — GROSS, K., Ueber Vererbung von Augen- und Haarfarbe und den Zusammenhang beider door A. M. BENDERS. (534). — GUYER, M. F. and E. A. SMITH, Studies on cytolytins. I. Some prenatal effects on lens antibodies, door M. A. v. HERWERDEN. (60).
- HAGEDOORN, A. L. en A. C. HAGEDOORN—VORSTENHEUVEL LA BRAND, Het overgeërfd moment bij bacterieele ziekten, door S. L. SCHOUTEN. (61). — HAGEM, O., Einige F<sub>1</sub> und F<sub>2</sub> Generationen bei dem Bastard *Medicago sativa* × *M. falcata*, door J. P. BANNIER. (535). — HARAUCOURT, EDMOND., Daâh, de Oermensch, uit het Fransch vertaald en met een inleiding voorzien door HERMAN VAN DEN BERGH en MARTIN PERMYS, door J. P. LOTSY. (63). — HARLAND, S. C., Inheritance of certain characters in the cowpea (*Vigna sinensis*), door H. N. KOOIMAN. (259). — HARRIS, J. ARTHUR en FRANCIS G. BENEDICT, A Biometric Study of Basal Metabolism in Man, door S. VAN CREVELD. (466). — HARTMANN, O., Über das Verhalten der



- Zell-, Kern- und Nucleolengrösse und ihrer gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren während des Wachstums, des Generationscyclus und unter dem Einfluss äusserer Faktoren. Eine zellphysiologische Studie, door M. A. v. HERWERDEN. (261). — HEGNER, R. W., Variation and heredity during the vegetative reproduction of *Arcella dentata*, door M. A. v. HERWERDEN. (244). — HEREDITAS, Genetiskt arkiv utgivet av mendelska sällskapet i Lund, door M. J. SIRKS. (373). — HERLANT, M., Variations cycliques de la perméabilité chez l'oeuf activé, door M. A. HERWERDEN. (190). — HOFSTEN, NILS VON, Arftlighetslära. Föreläsningar vid Uppsala Universitet, door TIEBBS. (263). — HONING, J. A., Erfelijkheidsteorie zonder Evolutie-theoriën, door J. P. LOTSY. (536). — HOUWINK HZN., R., Erfelijkheid, Populaire beschouwingen omtrent het tegenwoordige standpunt der erfelijkheid, verzameld uit theorie en practijk, door M. J. SIRKS. (63).
- JENNINGS, H. S., Heredity, variation and the result of selection in the uniparental reproduction of *Diffugia corona*, door M. A. v. HERWERDEN. (244).
- KAJANUS, B., Genetische Studien über die Blüten von *Papaver somniferum* L., door M. J. SIRKS. (64). — KAMMERER, P., Vererbung erzwungener Formveränderungen. I. Mitt. Die Brunnenschwiele des *Alytes-Männchen* aus „Wassereiern“; E. W. MAC BRIDE, The inheritance of acquired characters; W. BATESON, Dr. Kammerers testimony to the inheritance of acquired characters, door M. J. SIRKS. (65). — KLEBAHN, H., Impfversuche mit Propfbastarden, door H. A. A. v. d. Lek. (468). — KUTTNER, OLGA, Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren; A. M. BANTA, Sex and sex-intergrades in Cladocera, door M. A. v. HERWERDEN. (68).
- LEOD, J. MAC, The quantitative method in biology, door M. J. SIRKS. (69). — LICHTENSTERN, R., Bisherige Erfolge der Hodentransplantation beim Menschen, door A. M. BENDERS. (374). — LINT, G. M. DE, Over de verspreiding van *Eurytemora affinis* Poppe en *Eurytemora hirundoides* Nordquist in Nederland, door LOTSY. (264). — LOEB, JACQUES, Forced movements, tropisms and animal conduct, door J. A. BIERENS DE HAAN. (537).
- MALINOWSKI, E., Die Sterilität der Bastarde im Lichte des Mendelismus, door M. J. SIRKS. (540). — MIDDLETON, A. R., Heritable variations and the results of selection in the fission rate of *Stylonychia pustulata*, door M. A. v. HERWERDEN. (244). — MORGAN, THOMAS HUNT, The physical Basis of Heredity, door M. A. v. HERWERDEN. (542).
- NAEF, A., Idealistische Morphologie und Phylogenetik, (zur Methodik der systematischen Morphologie), door J. P. LOTSY. (71). — NESS, H., Hybrids of the live Oak (*Quercus virginiana*) and Overcup Oak (*Q. lyrata*) door J. P. LOTSY. (77). — NILSSON, N. HERIBERT, Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*, door M. J. SIRKS. (375). — NILSSON, N. HERIBERT, Ein Uebergang aus dem isogamen in den heterogamen Zustand in einer Sippe der *Oenothera Lamarckiana*, door M. J. SIRKS. (545).
- OSTENFELD, C. H., Kimdannelse uden befrugtning og bastarddannelse hos

- nogle kurvblomstrede samt disse forholds betydning for formernes kon-  
stans, door SIRKS. (267).
- POPENOE, P., Will morality disappear? door J. P. LOTS. (81).
- RABAUDE, E., Recherches sur l'hérédité et la variation. Etude expérimentale  
et théorie physiologique, door M. J. SIRKS. (471). — RASMUSON, H.,  
Ueber einige genetische Versuche mit *Papaver rhoeas* und *Papaver laevi-*  
*gatum* door M. J. SIRKS. (377). — RAYMOND PEARL, On the Differential  
Effect of Certain Calcium Salts upon the Rates of Growth of the two  
Sexes of the Domestic Fowl, door J. P. LOTS. (78). — RAYMOND PEARL,  
Some commonly Neglected Factors Underlying the Stock Breeding Industry,  
door J. P. LOTS. (79). — RAYMOND PEARL, The Experimental Modifi-  
cation of Germ Cells; I. General Plan of Experiments with Ethyl Alcohol  
and Certain Related Substances; II. The Effect Upon the Domestic Fowl  
of the Daily Inhalation of Ethyl Alcohol and Certain Related Substances;  
III. The Effect of Parental Alcoholism, and Certain Other Drug Intoxi-  
cations upon the Progeny; Some Effects of the Continued Administration  
of Alcohol to the Domestic Fowl with Special Reference to the Progeny,  
door J. P. LOTS. (79). — RAYMOND PEARL, The probable Error of a  
Difference and the Selection Problem, door J. P. LOTS. (80).
- SCHAXEL, J.: Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie, door M. J. SIRKS.  
(267). — SCHAXEL, J., Ueber die Darstellung allgemeiner Biologie door  
M. J. SIRKS. (268). — SCHERMERS, D., Erfelijkheid en rasverbetering, door S. L.  
SCHOUTEN. (81). — SCHMIDT, JOHS, Der Zeugungswert des Individuums  
beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung, door M. J. SIRKS. (82).  
— SEMON, R., Ueber das Schlagwort „Lamarckismus“, door LOTS. (269).  
— SHAMEL, A. D., Why navel oranges are seedless, door J. P. LOTS. (83).  
— SLYE, MAUD., The relation of inbreeding to tumorproduction:  
studies in the incidence and inheritability of spontaneous tumors in mice,  
door A. M. BENDERS. (475). — STOCKING, R. J., Variation and inheritance  
in abnormalities occurring after conjugation in *Paramecium Caudatum*.  
door M. A. v. HERWERDEN. (244). — STOMPS, TH. J., Een merkwaardige  
vondst op mykologisch gebied in Nederland door H. A. A. v. d. LEK.  
(530). — STOUT, A. B., Intersexes in *Plantago lanceolata* door J. P. BAN-  
NIER. (476).
- TAMMES, T., De leer der erfactoren en hare toepassing op den mensch.  
Rede, uitgesproken bij het aanvaarden van het ambt van buitengewoon  
hoogleraar aan de Rijks-Univ. te Groningen, door S. L. SCHOUTEN.  
(84). — TEDIN, H., The inheritance of flower colour in *Pisum*, door  
M. J. SIRKS. (378). — THOMSON, J. A., Heredity, door M. J. SIRKS. (85).  
— TISCHLER, G., Ueber die sogenannten „Erbsubstanzen“ und ihre Loka-  
lisation in der Pflanzenzelle, door SIRKS. (271). — TISDALE, W. H., A  
study of the nature and inheritance of wilt resistance, door H. A. A.  
v. d. LEK. (478). — TIEBES, K., Sur les Rapports génétiques entre  
*Thaumalea picta* et *Thaumalea obscura* Schlegel, door J. P. LOTS.  
(87). — TOWER, W. L., The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*,

- door M. J. SIRKS. (274). — TSCHERMAK, E. VON, Bastardierungsversuche mit der grüsamigen Chevrier Bohne, door H. N. KOOIMAN. (277). — TSCHERMAK, E., Beobachtungen ueber anscheinende vegetative Spaltungen an Bastarden und ueber anscheinende Spätspaltungen von Bastardnachkommen, speciell Auftreten van Pigmentierungen an sonst pigmentlosen Descendenten, door LOTSY. (278).
- VRIES, HUGO DE, Twin Hybrids of *Oenothera Hookeri* T. and G., door J. P. LOTSY. (88).
- Wanted Photographs of Twins, door J. P. LOTSY. (89). — WETTSTEIN, F. VON, Vererbungserscheinungen und Systematik bei Haplonten und Diplohaplonten im Pflanzenreich, door J. P. LOTSY. (379). — WILDE, P. A. DE, Verwantschap en Erfelijkheid bij doofstomheid en retinitis pigmentosa, door A. M. Benders. (90). — WINGE, Ö., On the non-mendelian inheritance in variegated plants, door M. J. SIRKS. (91). — WINGE, Ö., On the relation between number of chromosomes and number of types, in *Lathyrus* especially, door M. J. SIRKS. (92). — WINGE, Ö., Om Nedarvningen af Hestens Lod., door TJEBBES. (284). — WISSELINGH, C. VAN, Ueber Variabilität und Erbllichkeit, door SIRKS. (285). — WOLK, P. C. V. D., Onderzoekingen over blijvende modificaties en hun betrekking tot mutaties, door M. J. SIRKS. (94).
- YAMPOLSKY, C., Inheritance of sex in *Mercurialis annua*. The occurrence and inheritance of sex intergradations in plants. Sex intergradation in the flowers of *Mercurialis annua*. Further observations on sex in *Mercurialis annua*, door J. P. BANNIER (554).
- ZIEGLER, H. E., Zuchtwahlversuche an Ratten, door M. J. SIRKS. (287).

## CUCURBITA-STRIJDVRAGEN.

De soort-quaestie. — Het gedrag na kruising. — Parthenogenese?  
door J. P. Lotsy.

### II. EIGEN ONDERZOEKINGEN.

Ook mij is het nog niet gelukt bastaarden tusschen de Linneonten *C. maxima*, *C. Pepo* en *C. melanosperma* te krijgen (*C. moschata* bezat ik niet). Dat deze naar alle waarschijnlijkheid *niet* te krijgen zijn tusschen *C. melanosperma* en de andere genoemde Linneonten durf ik op grond van vele honderde kruisingspogingen wel te



Fig. 1. *Cucurbita melanosperma* Al. Braun.

beweren; dat de door DRUDE verkregen „Gestreifter Apfel” wel zeker niets met *C. melanosperma* te maken heeft, heb ik in 't historisch overzicht, geloof ik, wel bewezen.

Omtrent de mogelijkheid of onmogelijkheid van 't verkrijgen van vruchtbare bastaarden tusschen *C. maxima* en *C. Pepo* waag ik 't nog niet eene meening te uiten; het aantal daartoe gedane pogingen is nog veel te gering. Het volgende jaar hoop ik hierover nader te kunnen berichten.

Reeds dadelijk zij echter opgemerkt, dat zij, die aan dit feit eenige gevolgtrekking omtrent een doorgaand verschil tusschen eene „soort” en eene „varieteit” zouden willen vastknoopen, daaraan verkeerd zouden doen.

Op zichzelf is het natuurlijk niets bizonders dat er „soorten” zijn, die niet met elkaar kruisen, terwijl er andere bestaan, die dit wel doen; dat het hier opvalt, dat *C. maxima* en *C. Pepo* met elkaar geen bastaarden geven is uitsluitend het gevolg van de fout om de vertegenwoordigers van beide Linneonten pompoenen te noemen, een fout, die trouwens de Franschen, die de eerste Potirons en de tweede Pépons noemen, niet begaan. Tot die fout zijn wij gekomen door bij deze planten alleen op de vruchten te letten, let men ook op andere kenmerken, bv. op de bladeren, dan zien wij dadelijk, dat er tusschen beide Linneonten *grootte* verschillen bestaan, die alleen weggedoezeld worden door de omstandigheid, dat wij nu eenmaal de vruchten van beide als „pompoenen” aanduiden, een collectief-begrip, dat overigens zeer weinig zegt als men de grootte verschillen tusschen deze onderling in het oog houdt.

Wij zouden een volkomen analoog geval hebben als wij alle appel- en peren-vormen met een collectief-naam aanduiden, ze bv. pomomalen noemden. Dát zou den indruk wekken als vormden de pomomalen één groep en als er nu een systematicus kwam, die aantoonde dat wij bij de pomomalen onderscheiden moesten tusschen peren (*Pirus communis*) en appels (*Pirus malus*) en dat deze onderling niet kruisbaar zijn, dan zouden wij een volkomen analoog geval hebben aan het ons door NAUDIN geleerde, dat men de pompoenen behoort te splitsen in Potirons (*C. maxima*) en Pépons (*C. Pepo*).

Het feit, dat *Cucurbita maxima* en *C. Pepo* geen bastaarden met elkaar vormen is dus volstrekt niet verwonderlijker dan dat

*Pirus communis* en *P. malus* dit niet doen of dat twee andere, willekeurige Linneonten daartoe niet in staat zijn.

Naar mijne opvatting trouwens, bestaan er bij de Potirons, zoo wel als bij de Pépons, evengoed als bij de appels en peren zeer vele soorten d.w.z. constant hun eigenschappen verervende vormen.

Nu blijft het interessant, dat men deze soorten, in beide gevallen tot twee groepen brengen kan, die gesloten syngameonten vormen en dat deze gesloten syngameonten ook zekere morphologische eigenschappen gemeen hebben.

Dit punt wensch ik echter pas nader te bespreken, als de nog te nemen proeven hebben aangetoond, dat kruising tusschen Potirons (*C. maxima*) en Pépons (*C. Pepo*) werkelijk niet mogelijk is. Ik hoop hierop dus 't volgend jaar terug te komen. Reeds nu kan worden bericht dat bastaarden tusschen *zéér* afwijkende vormen van *C. maxima* evengoed als tusschen *zéér* afwijkende vormen van *C. Pepo* mogelijk zijn en dat deze in  $F_2$  sterk splitsen.

Twee dezer gevallen mogen hier besproken worden.

#### 1. *Kruisingen binnen C. maxima.*

Zooals wij zagen onderscheidt NAUDIN binnen dit Linneon twee groepen: de Turksche mutsen en de Potirons zonder muts. Het onderscheid in vruchtvorm tusschen deze beiden, en de groote overeenkomst in bladvorm (typisch voor *C. maxima*) moge uit de photo's op p. 4 waarvan de eene een Turksche muts, de andere een zwarte Hubbard Squash voorstelt blijken.

Bij de kruising van Turksche muts  $\times$  Zwarte Hubbard Squash werden 9  $F_1$  planten verkregen, van welke er 3 stierven vóór zij vrucht zetten, terwijl het van 4 andere niet gelukte zelf bestoven vruchten te verkrijgen. Door zelfbestuiving ontstane vruchten werden dus slechts van de planten 1916 12.1 en 1916 12.5 verkregen. Van beide waren de vruchten intermediair, zoowel wat vorm als wat kleur betreft, hoewel zij in vorm meer tot de Turksche muts naderden, zij hadden echter nooit zoo ver uitpuilende karpellen als deze, ja de vrucht van plant 1916 12.5 verkregen, was zelfs bijna geheel onderstandig, hoewel het kurkringetje op den top nog als een laatste rest van halfonderstandigheid te beschouwen is. De kleur was overwegend aan de moeder (Turksche muts) ontleend, verreweg het grootste deel van de vrucht toch was rood gekleurd, de groene kleur rondom den kurkring, die de plaats der insertie van de Corolla aanduidt



Fig. 2. Turksche muts. (*C. maxima*).



Fig. 3. Zwarte Hubbard Squash. (*C. maxima*).

was bij beide ouders de zelfde. Of deze  $F_1$  homogeen was, is bij het geringe aantal planten, dat rijpe vruchten vormde niet uit te maken, zelfs bij een grooter aantal zou dit moeilijk geweest zijn, omdat de kenmerken der pompoenen-vruchten klaarblijkelijk aan belangrijke modificatie onderworpen zijn, zoowel wat intensiteit van het rood als wat de mate van half-onderstandigheid betreft, zooals blijkt uit de teekeningen op Pl. 1 van de beide linker vruchten, die beide op dezelfde  $F_1$  plant (1916 12 1) zich gevormd hadden en uit die der  $F_2$  vruchten 7.16<sup>1</sup> en 7.16<sup>2</sup> op dezelfde plaat.

De zaden van de  $F_1$  vrucht (1916 12.1b), welke natuurlijk door zelfbevruchting verkregen waren, werden in 1917 sub 7 uitgezaaid en gaven 48  $F_2$  planten, die alle, met uitzondering van 7.34-7.44- en 7.45 vrucht gaven. Welke enorme splitsing daarbij optrad blijkt duidelijk uit de gekleurde plaat. Het is dus boven iederen twijfel verheven, dat bastaarden tusschen verschillende vormen van *Cucurbita maxima* mendelen.

Om rent de factoren, die hierbij in het spel zijn, geven onze proeven geen uitsluitsel, voor de beantwoording dezer vraag zijn trouwens pompoenen, zoowel wegens de groote plaats die zij innemen, als wegens de klaarblijkelijk groote modificeerbaarheid hunner kenmerken minder geschikt.

Hoe groot die modificeerbaarheid ten opzichte van de kleur is, zagen wij reeds; de photo op p. 6 van 4 paren  $F_2$  vruchten, die twee aan twee, telkens één op de voorste en één op de achterste rij, op dezelfde plant voorkomen, toont hoe sterk modificeerbaar ook het kenmerk „muts” is; vooral het rechterpaar toont daar een zéér groot verschil; de onderste vrucht van dit paar heeft een zeer goed ontwikkelde muts, bij de bovenste ontbreekt de muts zoo goed als geheel; toch groeiden deze beide vruchten op dezelfde plant.

Klaarblijkelijk splitsen de pompoenen, zoowel wat kleur als vorm betreft zeer gecompliceerd, hoewel ook eenvoudige splitsingen gemakkelijk vastgesteld kunnen worden.

In de kruising, die wij bespreken, gedraagt zich de roode kleur klaarblijkelijk monohybrid.

Van de 45  $F_2$  planten toch, die vrucht droegen vertoonen de volgende roode kleur:

(7) 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 24, 26, 27, 28, 29 30, 31, 33, 35, 36, 37, 39, 40, 41, 42, 43, 46, 47 en 48, dus 33



van de 45, klaarblijkelijk de verhouding 3 : 1 ; gevonden toch werd 33 : 12, terwijl 33 : 11 precies 3 : 1 zou zijn.

Dadelijk valt het op, dat bij de vruchten die roode kleur vertoonen, alleen het buiten den kurkring gelegen gedeelte (dus het onderste deel van de vrucht) rood gekleurd is, en ook dit gedeelte nooit geheel, doordat er een groene rand rondom den kurkring, die de plaats van insertie van de corolla aangeeft, aanwezig is, welke zich straalsgewijze meer of minder ver over het onderstandige deel van de vrucht voortzet.

Dat dit zoo is behoeft ons niet te verwonderen want op deze plaatsen is ook bij de Turksche muts groene kleur aanwezig en



Fig. 4.  $F_1$  vruchten uit de kruising Turksche muts  $\times$  zwarte Hubbard Squash.

deze wordt klaarblijkelijk versterkt door het groen van de Hubbard-Squash afkomstig, zooals de uitbreiding van den groenen rand bij de  $F_1$  vruchten toont.

Nog sterker is die versterking bij het eigenlijke mutsgedeelte. Bij de Turksche muts is alleen het bovenste puntje van de muts groen, bij de  $F_1$  vruchten is de heele muts, (kleiner dan bij de Turksche muts) groen en alle  $F_2$  vruchten, die mutsen hebben ontberen in deze de roode kleurstof behalve No. 7, 19. Het groen van het puntje van de roode muts heeft zich dus, door de combinatie met waarschijnlijk meerdere factoren voor groen van de Hubbard Squash afkomstig, over de heele muts uitgebreid.

Wij wezen er reeds op, dat grootte en vorm der muts zéér sterk modificeerbaar zijn zooals uit vruchten, op dezelfde plant geoogst, blijkt. De muts der  $F_1$  planten is veel kleiner dan die van de moeder en bij de 3 afgebeelde vruchten zeer verschillend zoowel van vorm als in grootte. Terwijl 12. 1b een vrij groote, hoewel

vlakke, muts heeft. is bij 12.5 de muts zoo goed als afwezig; slechts een klein kurkringetje rond den top, dat de plaats aangeeft waar de kroon van de bloem ingeplant was, toont aan dat die vrucht niet geheel onderstandig is. De vrucht van den vader is wél geheel onderstandig.

Toch geloof ik niet, dat de  $F_1$  heterogeen was; dat het mutsenkenmerk zeer modificeerbaar is, blijkt reeds uit het verschil in grootte der mutsen van de vruchten 12.1a en 12.1b die op dezelfde plant geoogst werden en dat dit ook bij de  $F_2$  vruchten het geval is, bleek ons uit Fig. 4. Het meest opvallend geval van modificeerbaarheid toonen ons de vruchten 7.16<sup>1</sup> en 7.16<sup>2</sup> op de gekleurde plaat I, die zoowel in vorm en grootte van de muts als in kleur verschillen en dus zéér belangrijk verschilden, niettegenstaande beide op dezelfde plant groeiden.

Dat ook vruchten met een even kleine muts als die van 12.5, bij welke vrucht eigenlijk van een muts geen sprake meer kan zijn, en met een even groote muts als die van 12.1a op één en dezelfde plant kunnen voorkomen bleek ons herhaaldelijk bv. ook bij een andere kruising van Hubbard Squash (1915. 165.6)  $\times$  Turksche muts (1915. 153.1) waar de  $F_1$  plant 1916 32.3 vruchten van deze beide typen voortbracht. Ook in de  $F_2$  dezer laatste kruising trad een dergelijk geval op; de plant 1917. 16.10 droeg naast vruchten met even weinig muts als 12.5 ook vruchten met even groote muts als 12.1b.

Trouwens bij zuiver-rassige Turksche mutsen is de meerdere of mindere ontwikkeling der muts klaarblijkelijk ook van uitwendige omstandigheden afhankelijk.

Wat nu onze  $F_2$  betreft, zoo lijkt het mij 't waarschijnlijkst, dat maar 3 planten: No. 7.18, 7.21 en 7.27 werkelijk geen muts hebben, terwijl alle andere, hoe weinig muts zij ook phaenotypisch vertoonen, genotypisch toch mutsdragers zijn. Indien dit zoo is zouden wij een splitsing 15:1 hebben, wat het mutskenmerk betreft, wat er op wijzen zou, dat de muts door twee, in dezelfde richting werkende, factoren veroorzaakt wordt.

Alleen onderzoek der  $F_3$ -generatie zou hier zekerheid kunnen verschaffen. Dat bij de *Cucurbita*'s een groot aantal verschillende combinaties verwacht kunnen worden volgt uit de omstandigheid, dat bij *C. Pepo* door LUNDEGÅRDH 12 chromosomen in de haploide

generatie zijn aangetoond, zoodat  $2^{12} = 5096$  verschillende gameten mogelijk zijn en  $5096 \times 5096$  dus meer dan 25 millioen combinaties van deze, van welke natuurlijk weer 5096 homozygoot zullen zijn.

Dat dan ook lang niet alle „rassen”, die wij van pompoenen zouden kunnen maken reeds gemaakt zijn, is duidelijk.

Aan ééne kruising binnen het Linneon *Cucurbita maxima* hebben wij eens nagegaan of het groote moeite zou kosten een nieuwen vorm zuiver te kweken en dit is klaarblijkelijk niet het geval, zoodat het winnen van nieuwe vormen van pompoenen door kruising wellicht een loonend bedrijf zou zijn.

Bij de kruising Turksche muts (1915. 154.1) met een vorm zonder muts nl. zilvergrijze centenaar (1915. 169.1) viel het ons op, dat er  $F_2$ -vormen optraden met rustige, maar zeer artistieke, kleuren en vroegen wij ons af, of het mogelijk zou zijn deze zuiver te kweken. Ook in deze kruising vertoonde de  $F_1$  mutsen, die belangrijk kleiner waren dan die der moeder, maar die bij alle 6 verkregen planten vrij wel dezelfde grootte bezaten

In de  $F_2$  traden dan vrijwel dezelfde groote verschillen in muts-grootte op als bij de vorige kruising en werd van één plant met een betrekkelijk kleine muts (1917. 6.30) een, door zelfbevruchting verkregen,  $F_3$ -generatie opgekweekt, die mutsen van alle mogelijke grootte, zoowel grooter als kleiner dan die van de moeder vertoonde.

Wat de kleuren betreft, zoo zagen wij reeds dat het rood over het groen domineert. Uit de zooeven vermelde kruising van Turksche muts  $\times$  zilvergrijze centenaar, bij welke in de  $F_2$  roode, rose, vleesch-kleurige, lichter en donkerder gele, witte, donkergroene, lichtgroene, grijze en min of meer bruine vruchten aanwezig zijn, terwijl de  $F_1$  rood was, blijkt verder dat rood over al deze kleuren domineert en uit de van deze kruising verkregen  $F_3$ , dat grijs over bruin en groen domineert, want uit de door zelfbevruchting verkregen grijze  $F_2$  vrucht 1917 6.30 ontstond een  $F_3$  van 37 planten, die geen roode, maar wel bruine en groene vruchten in zeer verschillende schakering vertoonde.

Het is bepaald jammer, dat de kosten van gekleurde platen zoo hoog zijn, want anders zou ik zeker deze  $F_3$  generatie, die door bizonder artistieke rustige kleuren uitmunt en het schreeuwerige der meeste pompoenen geheel mist, hier reproduceeren.

Ware prachtexemplaren, sierpompoenen in de volste beteekenis

van het woord kunnen, zonder twijfel, op deze wijze in enkele generaties gewonnen en zaadvast gemaakt worden.

Hoewel dus de proeven geenszins voldoende zijn om eene factorenanalyse mogelijk te maken, blijkt buiten eenigen twijfel, dat *verschillende vormen van Cucurbita maxima met elkaar gekruist, mendelen.*

Hoe staat het nu met vormen van

*Cucurbita Pepo*?

Om dit te ervaren kruisten wij de pompoen Regenscherm (Patisson proprement dit, Artichaut d'Espagne, Bonnet d'électeur, of Arhouse d'Astrakan van Naudin) met Vegetable Marrow.



Fig. 5. Regenscherm of Bisschopssteek (*C. Pepo*) 1905. 168.1.

Regenscherm is een niet-klimmende, niet rankende, doch recht opgroeiende, lage pompoen, zooals de photo (Fig. 5) van een, op een tafel gelegde, plant toont.

Vegetable marrow is een kruipende, rankende vorm, zooals Fig. 6 p. 10 toont.

De  $F_1$  was kruipend en rankend.

Regenscherm heeft een geelwitte platte vrucht, die er van boven bekeken ongeveer als een opgezette kleine parapluie uitzielt. Vege-

table marrow heeft lange, cilindervormige lichtgele vruchten.

In de  $F_1$  kregen wij planten met min of meer lang-eivormige vruchten, van welke 2 donker-oranje, 1 gele vruchten met oranje vlekken en de drie overige gele vruchten droegen.

Klaarblijkelijk was dus de voor kruising gebruikte Regenscher 168,1 heterozygoot geelwit-oranje en domineerde het geelwit. Dat inderdaad geelwit bij Regenscher over oranje domineert bleek ons uit zaaiproeven met dit ras. De 3  $F_1$  planten met oranje vruchten zijn dus combinanten van „oranje” gameten van Regen-



Fig. 6. Vegetable marrow (*C. Pepo*) 1915. 152.3.

scherm met „gele” gameten van Vegetable marrow geweest, de 3 andere van de „geelwitte” gameten van Regenscher met de gele gameten van Vegetable marrow; het geel van de Vegetable marrow vormde hier met het geelwit van Regenscher een min of meer intermediaire kleur.

De  $F_2$ , verkregen door zelfbevruchting van een oranje  $F_1$  vrucht (1916. 20,1), is uiterst bont, allerlei kleuren van geelwit over lichtgeel en donkergeel tot oranje, van lichtgroen over donkergr groen tot zwartgroen traden op, terwijl bovendien koffiekleurige (café au lait) vruchten optraden, eene kleur die in geen onzer andere culturen werd aangetroffen.

In vorm heerscht eveneens de grootste verscheidenheid : knodsvormige, cilindervormige, peervormige, appelvormige vruchten ziet men verschijnen, maar noch de zuivere Regenscherm-vorm, noch de zuivere Vegetable marrow-vorm werd gezien.

Behalve gladde vonden wij wrattige, behalve éénkleurige, gevlekte en overlangs gestreepte vruchten ; in één woord geen twee der 49  $F_2$  planten vormden volkomen gelijke vruchten, klaarblijkelijk heeft een zeer gecompliceerd mendelen, zoowel naar vorm als naar kleur plaats.

Bij zelfbevruchting van de koffiekleurige  $F_2$  plant 8.12, die vrijwel den vorm van een ietwat in de lengte gestrekt Edammerkaasje had, werden 28  $F_3$  planten verkregen, die alle koffiekleurige vruchten droegen, maar in vorm nog vrij sterk verschilden ; zoowel vormen die belangrijk platter als die welke belangrijk langer waren dan de moeder traden op.

Onze  $F_2$  plant 8.12 was dus homozygoot voor kleur, maar heterozygoot voor vorm.

De wrattige, donkergroene, peervormige  $F_2$ -plant 8.20 gaf bij zelfbevruchting een  $F_3$  die naar vorm en wrattigheid heterogeen was, maar naar kleur homogeen, in zooverre dat alle vruchten oranje vertoonden, enkele waren geheel oranje, andere groen met oranje. Daar oranje over groen domineert en alle oranje vruchten eerst donkergroen zijn, was onze  $F_2$  vrucht klaarblijkelijk een vrucht, die later ook oranje zou zijn geworden ; wij hadden dus met een vorm te doen die het oranje pas laat in het jaar vormt.

De oranje plat-peervormige  $F_2$  vrucht 8.31 gaf een zuiver oranje nakomelingschap, die echter nog verschillende vormen vertoonde, sommige waren veel platter, andere veel langer dan de moeder.

Ten slotte gaf de donkeroranje, appelvormige  $F_2$ -vrucht 8.32 een overwegend oranje nakomelingschap met enkele groene en enkele koffiekleurige vruchten terwijl zij verschillende vormen van vruchten produceerde, waaronder enkele die dicht tot den Regenscherm-vorm naderden.

Vergelijkt men de verkregen  $F_3$ -generaties met de  $F_2$ -generatie, dan blijken de eerste veel minder polymorph dan de laatste te zijn.

Er is dus, hoewel ook hier eene factoren analyse niet verkregen werd, geen twijfel aan, dat ook *verschillende vormen van C. Pepo met elkaar gekruist, mendelen.*

Geschiedde in de tot nu toe beschreven proeven niets bijzonder opvallends, anders werd dit toen wij twee andere vormen met



Fig. 7. Oranje-appel (*C. Pepo* of *C. aurantiaca*) 164.8



Fig. 8. Links 2 bladeren van Oranjeappel, rechts een blad van Vegetable Marrow.

elkaar kruisten, die beide door NAUDIN tot *C. Pepo* worden gebracht, n.l. Vegetable marrow en oranjeappel. Andere auteurs

daarentegen brengen oranjeappel tot een ander Linneon n.l. tot *Cucurbita aurantiaca*.

*Oranje-appel*  $\times$  *vegetable marrow*.

Oranje-appel is een kruipende rankende vorm met ronde donker oranje vruchten van de grootte van een flinken oranje-appel. De naam is zeer goed gekozen. Fig. 7 p. 12 geeft een goeden indruk van dezen vorm.

In bladvorm verschillen beide planten belangrijk zooals Fig. 8 p. 12 toont, zoodat dit wel aangevoerd kan worden ten gunste van hen die oranjeappel tot een apart Linneon brengen.

Bij deze kruising bleek nu *het resultaat der reciproke kruising* verschillend te zijn. Was de moeder oranje-appel dan waren de vruchten korter en kleiner dan wanneer de moeder Vegetable marrow was en dit verschil bleef in de  $F_2$  bestaan zooals nevenstaande photo toont waarvan de 1<sup>e</sup> en 3<sup>e</sup> rij  $F_2$  vruchten van planten toont welker grootmoeder Vegetable marrow was, de 2<sup>e</sup> en 4<sup>e</sup> rij vruchten van welke oranje-appel de grootmoeder was.

Wij zien dus bij de kruising van Vegetable marrow  $\times$  oranje-appel verschillen optreden, al naar mate van de plant, welke als moeder dient. Is de moeder Vegetable marrow, dan zijn de vruchten langer dan wanneer de moeder oranje-appel is, en daar Vegetable marrow zelf langere vruchten dan oranje-appel heeft, zijn dus de bastaarden matroklien.

Van eene modificatie, veroorzaakt doordat de zaden in de grootere vrucht gevormd, wellicht beter gevoed zouden kunnen zijn dan die welke in de kleineren



Fig. 9.  $F_2$ 's der reciproke kruisingen Oranje-appel



vrucht gevormd worden kan geen sprake zijn, want in de  $F_2$  blijft het verschil in grootte tusschen de vruchten der reciproke kruisingen bestaan.

A priori kan men voor zoodanig verschil 2 redenen aannemen:

A. de matroclinie wordt veroorzaakt door het plasma, dat zooals bekend is, van de moeder stamt.

B. het verschil in de reciproke kruisingsproducten wordt veroorzaakt door de chromosomen.

Dit laatste geval kan weer in 2 onderdeelen verdeeld worden.

$B_1$  bij de reciproke kruising waren de beide of één van beide ouders genotypisch niet gelijk.

$B_2$  bij de reciproke kruising waren beide ouders genotypisch wel gelijk, afgezien van geslachtsverschillen der gameten.

Om in deze vraag een inzicht te krijgen zal het goed zijn eens na te gaan, welke verschillen elders bij reciproke kruising verkregen zijn.

Een verschil waarbij, zooals hier, *alle* individuen der  $F_1$  bastaarden betrokken zijn, kenden wij tot nu toe eigenlijk alleen bij de reciproke kruising tusschen paard en ezel en deze stemt te meer met ons geval overeen omdat ook hier het effect matroklien is. Het muil-dier (Mule) lijkt het meest op een paard en is dan ook de  $F_1$  van paard  $\varnothing \times$  ezel  $\delta$  terwijl de muilezel (hinny) het meest op een ezel lijkt en dan ook het product is van ezel  $\varnothing \times$  paard  $\delta$ .

Nu is in de eerste plaats zoo'n appreciatie van gelijkenis subjectief en in de tweede plaats zijn omtrent dit verschil nooit zuivere proeven genomen.

Uit het eenvoudige feit, gesteld dat dit vaststaat, dat paard  $\times$  ezel iets anders geeft dan ezel  $\times$  paard mag geen conclusie getrokken worden omdat „paard” en „ezel” veel te vage begrippen zijn. Dit wordt dadelijk duidelijk als wij bv. zeggen: „het” reciproke kruisingsproduct tusschen den Europeeschen mensch en den Afrikaanschen is verschillend en wij bv. in het eene geval een Europeesche vrouw gehuwd met een Afrikaanschen Arabier en in het andere geval een Neger-vrouw gehuwd met een Europeeschen man beschouwen.

Men kan dan zeggen: Europeesche  $\varnothing \times$  Afrikaan  $\delta$  geeft blanke kinderen.

Afrikaansche  $\varnothing \times$  Europeaan  $\delta$  geeft donkerbruine kinderen.

De reciproke kruisingen zijn *dus* verschillend en matroklien.

Zoolang niet zuivere paarden- en ezelsrassen en zoo lang niet *dezelfde* rassen van deze bij beide reciproke kruisingen zijn gebruikt, heeft men geen recht om te zeggen, dat de reciproke kruisingen tusschen paard en ezel verschillend zijn.

Hetzelfde geldt voor de verschillen tusschen de kruisingen paard ♀ × zebra ♂, die zebrulen leveren en zebra ♀ × paard ♂, die zebrinnen geven. De uitgangen zijn hier ontleend aan de overeenkomstige kruisingen van paard en ezel nl. als het paard moeder is *mule* en als de ezel moeder is *hinny*.

Het eenige andere tot nu toe beschreven geval van algemeene verschillen bij reciproke kruisingen, zijn de proeven van LOISEL over den specialen invloed van den vader; ik ken deze alleen uit de samenvatting die LANG er van geeft in zijn Experimentelle Vererbungslehre in der Zoölogie seit 1900 p. 676—678.

Het eerste geval betreft de kruising van het gewone grijze konijn, met een witte Angora. Het resultaat was:

Gewöhnliches graues Kaninchen ♀ × weisses Angorakaninchen (Albino) ♂

F<sub>1</sub> Haarfarbe grau, wie bei der Mutter. Haar mehr oder weniger lang, wie beim Vater.

Reciprook:

F<sub>1</sub> Haarfarbe grau und kurz, wie beim Vater.

Het verschil is dus, dat in het eerste geval langharige, in het laatste kortharige jongen optreden.

Dit geval laat zich gemakkelijk verklaren door aan te nemen, dat het gebruikte grijze moerkonijn heterozygoot voor langharigheid was (kortharigheid domineert over langharigheid) de gebruikte grijze ram homozygoot voor kortharigheid. Zonderling is het alleen dan dat alle 26 jongen (uit 3 worpen) in het eerste geval langharig waren, maar de mededeeling dat zij „mehr oder weniger langharig” waren maakt het zeer waarschijnlijk dat er ook kortharige onder waren en dan is het verschil in reciproke kruisingsproducten volkomen verklaard.

LOISEL's tweede proefserie begint met Russisch konijn (Akrome lanotisch wit) ♀ × einfarbiges graues Männchen met weissem Stirnstern ♂. Hier was reeds de F<sub>1</sub> meerkleurig, nl. 6 grijze en 3 zwarte dieren, zoodat wij hier zeker met heterozygotie van een

van beide ouders te doen hadden en de verdere proef dus niets bewijst. Zeer vóór kort is een derde geval bekend geworden. De Heer HOUWINK te Meppel verkreeg namelijk zoowel bij de hanen als bij de hennen zeer opvallende verschillen bij de reciproke kruisingen *Gallus bankiva*  $\times$  Zijdehoenders. Over dit zeer interessante geval zal binnenkort een artikel in dit tijdschrift verschijnen.

Omtrent de gevallen van dieren, waarbij verschillen van *alle*  $F_1$  dieren bij reciproke kruising zijn waargenomen kunnen wij dus veilig zeggen, dat deze slechts in één geval, nl. bij de zooeven genoemde hoenders bewezen zijn.

Bij sommige planten (*Oenothera*) zijn natuurlijk belangrijke verschillen bij reciproke kruising bekend, maar wij weten, dat deze het gevolg zijn van de heterozygotie dezer gewassen en behoeven daarop dus niet verder in te gaan.

Werkelijk vaststaande verschillen bij reciproke kruising kennen wij echter in vele gevallen waarbij niet *alle* individuen der reciproke  $F_1$ 's van elkaar verschillen, maar alleen die van een zeker geslacht.

Zoo verschillen de reciproke kruisingen tusschen *Drosophila*'s (Bananenvliegen) met gele lijven en witte oogen en zulke met grijze lijven en roode oogen, daarin, dat in het eene geval de  $F_1$  mannetjes gele lijven en witte oogen hebben, en in het andere geval grijze lijven en roode oogen, terwijl in beide gevallen de vrouwtjes gelijk zijn nl. grijze lijven en roode oogen hebben.

*Hier zijn dus bij reciproke kruisingsproducten de vrouwtjes gelijk, de ♂ ongelijk.*

Het omgekeerde geval kennen wij bij de reciproke kruising van zwarte Langshans met koekoekveerige Plymouth Rocks, bij welke in het eene geval de  $F_1$  vrouwtjes koekoekveurig, in het andere zwart zijn.

*Hier zijn dus bij reciproke kruisingsproducten de mannetjes gelijk, de ♀ ongelijk.*

Van een invloed van het plasma kan hier moeilijk sprake zijn, want de ♂ en ♀ van *dezelfde* kruising ontvangen hetzelfde plasma van de moeder en toch ontwikkelen zich, om bij 't laatste geval te blijven, in de eene kruising uitsluitend koekoek-veerige dieren uit eieren van een zwarte kip, in het andere koekoekveerige hanen en zwarte hennen uit eieren van een koekoekkleurige kip.

Het ligt dus voor de hand het verschil te zoeken in de chro-

mosomen en daar het verschil bij verschillende geslachten aan het licht treedt, bij chromosomen waarin de geslachten der oorspronkelijk met elkaar gekruiste dieren verschillen.

Inderdaad is gebleken, dat de oorzaak dezer verschillen in het geslachtschromosoom ligt, dat niet alleen als geslachtsbepaler werkt, maar tevens, die kenmerken veroorzaakt waarin de twee sexen verschillen. Het zijn gevallen van zoogenaamde geslachts-beperkte (sex-limited) vererving.

Bij het eerste geval, het zoogenaamde *Drosophila*-type is de vader heterozygoot, wat de sex-chromosomen betreft, de moeder homozygoot. Noemen wij de sex-chromosomen X en Y, dan is de moeder XX, de vader XY.

In de tot nu toe beschreven gevallen veroorzaakt nu het Y chromosoom nooit kenmerken, die over de door het X-chromosoom veroorzaakte domineeren en dit is de oorzaak van het verschil der reciproke kruisingen.

Is namelijk de moeder recessief, dan vormt zij uitsluitend recessieve eieren X die met de door den domineerenden vader gevormde spermatozoen  $X^1$  (domineerend) en Y (indifferent) de dochters  $XX^1$  en de zonen XY vormen d. w. dus zeggen: dochters met het domineerende en zonen met het recessieve kenmerk.

Bij de reciproke kruising vormt de moeder uitsluitend domineerende eieren  $X^1$  en de vader spermatozoen X (recessief) en Y (indifferent). Wij krijgen dus: zonen  $X^1Y$  en dochters  $X^1X$ , die beide dus de domineerende kenmerken vertoonen.

Hier zijn dus bij de reciproke kruising de dochters gelijk, de zonen ongelijk, zooals werkelijk bij de *Drosophila*-kruisingen het geval bleek te zijn.

Het andere geval, dat der kippen, behoort tot het zoogenaamde *Abraxas* type. Hier is het vrouwelijk dier XY, het mannelijke XX.

XY geeft dus vrouwtjes en XX mannetjes en daar overigens alles juist zoo verloopt als in het vorige geval, is het duidelijk, dat hier bij reciproke kruising de zonen gelijk en de dochters ongelijk moeten zijn, wat werkelijk het geval is, zooals wij bij de kruising van koekoekveerige Plymouth Rocks met zwarte Langshans zagen.

De vraag is nu tot welke der mogelijke rubrieken van reciproke kruisingen behoort het door ons waargenomene geval bij *Cucurbita*?

Het feit, dat *alle*  $F_1$  individuen reciprook verschillend zijn, zou ons ten voordeele van plasma-vererving doen besluiten, ware het niet dat er twee omstandigheden zijn, die ons niet veroorloven de mogelijkheid van chromosomen vererving uit te sluiten.

Ie waren bij de reciproke kruising niet dezelfde *individuen* gebruikt.

Bij de kruising 1917. 4 werd vegetable marrow 152. 5 met oranjeappel 164.3 gekruist en in het reciproke geval 1917. 13 oranjeappel 164.7 met vegetable marrow 152.4, nu waren wel beide oranjeappels en beide vegetable-marrows broertje en zusje uit zelfbevruchte zaden van dezelfde vruchten ontstaan, en phaenotypisch aan elkaar gelijk, genotypische gelijkheid is daarmede echter niet bewezen.

Wel is waar is ook dit jaar de proef der reciproke kruising met gebruikmaking in beide gevallen van *dezelfde* individuen, dus vegetable marrow A  $\times$  oranjeappel B en oranjeappel B  $\times$  vegetable marrow A herhaald en wederom met het resultaat dat de  $F_1$ 's bij beide reciproke kruisingen matrokliden waren, maar ook dit geeft nog geen absolute zekerheid omdat het nog altijd mogelijk is, dat een van beide voor lengte en grootte factoren heterozygoot was, hoewel ik *geneigd* ben aan te nemen, dat zij werkelijk homozygoot waren, daar het anders al te toevallig zou zijn, dat de reciproke kruisingen niet alleen verschilden, maar *beide* matrokliden waren.

Toch zou, zelfs indien de homozygotie van beide individuen vaststond, nog niet tot plasma-vererving besloten mogen worden omdat wij niet weten hoe *eene eventueele sexlimited-vererving bij hermaphrodiete (monoecische) organismen, zooals Cucurbita, plaats grijpt*.

De moeilijkheid ligt hier in de omstandigheid, dat wij niet weten of de gameten van een hermaphrodiet, hermaphrodiet of ééngeslachtelijk zijn.

Wel heeft CORRENS uit zijn kruisingen van de hermaphrodiete *Bryonia alba* met de ééngeslachtelijke *B. dioica* en reciprook besloten, dat die van *B. alba* hermaphrodiet zijn, maar BATESON en anderen hebben aangetoond, dat men CORRENS' resultaten even goed verklaren kan door aan te nemen, dat deze ééngeslachtelijk zijn.

Het eenige middel om hieromtrent zekerheid te krijgen, ware de parthenogenetische ontwikkeling der eieren van *Cucurbita* waar te

nemen en dit brengt ons van zelf tot het laatste deel onzer experimenten:

*Is Cucurbita in staat tot parthenogenese?*

Die vraag heb ik reeds in het historisch overzicht behandeld en ik kan dus kortweg antwoorden: de door mij onderzochte vormen *niet*, wel zijn sommige mijner vormen parthenocarp d. w. z. kunnen vruchten vormen zonder bestuiving, maar zulke vruchten zijn loos.

Zaden komen in onbestoven vruchten slechts dan voor, als deze op onvoldoende wijze tegen bestuiving door insecten beschermd zijn.

Mijn ervaring betreft *vele honderde* vrouwelijke bloemen, die tegen insecten-bestuiving beschut waren door ze in perkamenten zakjes in te sluiten, nooit heeft ook maar één van deze zaad gevormd, mijn *Cucurbita*-vormen zijn dus noch apogaam noch parthenogenetisch.

De vraag of de eicellen der *Cucurbita*'s hermaphrodit of één-geslachtelijk zijn kon dus, wegens het ontbreken van parthenogenesis, niet worden opgelost.

Resumeerend kunnen wij dus zeggen:

1. Zoowel binnen het Linneon *Cucurbita maxima* als binnen het Linneon *C. Pepo*, in de aan deze door NAUDIN gegeven omgrenzing, komen vele zaadvaste vormen (Jordanonten) die zeer sterk van elkaar kunnen verschillen, voor.

2. De tot hetzelfde Naudin'sche Linneon behorende Jordanonten geven met elkaar gekruist, vruchtbare mendelende bastaarden.

3. Jordanonten tot verschillende Linneonten behorend zijn tot nu toe bij mijn proeven niet kruisbaar gebleken.

4. Met vrij groote zekerheid kan, het groote aantal daartoe gedane pogingen in aanmerking genomen, worden aangenomen dat *C. maxima* en *C. Pepo* met *C. melanosperma* niet kruisbaar zijn. Of *C. maxima* en *C. Pepo* ook niet met elkaar gekruist kunnen worden is nog niet zoo zeker, daar het aantal pogingen daartoe aangewend nog te gering is.

5. Kruisingen tusschen *C. Pepo* en *C. aurantiaca* Willd. zijn even vruchtbaar en mendelen even zoo als die tusschen Jordanonten tot hetzelfde Linneon behorend, waarbij echter moet worden opgemerkt, dat *C. aurantiaca* door NAUDIN tot *C. Pepo* wordt gerekend.

6. Reciproke kruisingen tusschen *C. Pepo* en *C. aurantiaca* toonen eenige verschillen in vrucht-lengte en vrucht-grootte en zijn in beide gevallen matroklieën. Absolute zekerheid, dat dit verschil niet op heterozygotie der gebruikte vormen berust, kon nog niet worden verkregen, hoewel deze, juist door de matroklie in beide reciproke kruisingen, zeer onwaarschijnlijk is.

7. De door mij onderzochte vormen van *Cucurbita* zijn niet tot apogame of parthenogenetische ontwikkeling in staat; de door de HAGEDOORNS als parthenogenese beschreven gevallen zijn waarschijnlijk gevallen van ongewilde bestuiving door insecten tengevolge van onvoldoende isolatie.

8. Sommige mijner vormen zijn parthenocarp d.w.z. in staat zaadlooze vruchten zonder bestuiving te vormen.

### Résumé.

1. Several, often very different, constant forms (Jordanons) could be distinguished within the Linneon *Cucurbita maxima* as well as within the Linneon *Cucurbita Pepo* in the sense of NAUDIN.

2. Jordanons, belonging to the same Linneon, cross easily and give fertile segregating hybrids.

3. As yet crosses between Jordanons belonging to different Linneons have had no results in my experiments.

4. Considering the very large number of unsuccessful efforts it seems pretty safe to say that neither *C. Pepo* nor *C. maxima* can be crossed with *C. melanosperma*, an equally strong opinion can not yet be given as to the possibility of crosses between *C. Pepo* and *C. maxima*; those tried were unsuccessful, but the number of efforts was much less than in the case of crossings between *C. Pepo* or *C. maxima* with *C. melanosperma*.

5. Crosses between *C. Pepo* and *C. aurantiaca* Willd. are as fertile and segregate as fully as those between Jordanons belonging to the same Linneon, it should however be remembered that NAUDIN considers *C. aurantiaca* as a mere — though very definite — variety of *C. Pepo*.

6. Reciprocal crosses between *C. Pepo* and *C. aurantiaca* show certain differences in the length and size of the fruits, these being in both cases matroklinal. Absolute certainty, that these differences are not due to heterozygotism of the forms crossed was not







obtainable, but this is in view of the matroklinal inheritance in *both* of the reciprocal crosses highly improbable.

7. None of the forms of *Cucurbita*, cultivated bij the author, was able to form seeds without having been fertilised. Neither apogamy nor parthenogenesis has been met with. The cases of parthenogenesis in *Cucurbita* described bij the HAGEDOORNS are most probably cases of fertilisation by insects due to insufficient isolation.

8. Some of the forms investigated are parthenocarpous viz. can form fruits without having been fertilised, such fruits never contain any seeds with embryo's.

Bennebroek Nov. 26. '19.

(Ingezonden 28 November 1919).

# EEN OPWEKKING OM VOORT TE GAAN MET HET KRUISEN VAN INDIVIDUEN TOT VERSCHILLENDE LINNEONTEN VAN HET GESLACHT VERBASCUM BEHOOREND

door J. P. LOTSY.

Binnen geen enkel geslacht is het zoo gemakkelijk om bastaarden van, tot verschillende Linneonten behorende, individuen te krijgen als binnen het geslacht *Verbascum*. Ongelukkigerwijze zijn deze vooralsnog steeds steriel gebleven; men raadplege hierover SIRKS: Stérilité, auto-inconceptibilité et différentiation sexuelle physiologique (Arc. néerl. Sc. ex. et nat. Série III B. T. III p. 205-234).

Toch geve men den moed niet op: bij mijne kruisingen van *Nicotiana paniculata*  $\times$  *N. rustica* waren onder eenige honderde  $F_1$  planten alle met uitzondering van één enkel exemplaar steriel zoodat, indien dit exemplaar niet verkregen was, ook die kruising als volkomen steriel zou zijn beschouwd. Er is echter een directer aanleiding dan deze om de hoop nog niet op te geven om vruchtbare *Verbascum*-bastaarden te krijgen en wel een artikel van CHARLES DARWIN in het Journal of the Linnean Society van 1869 (Vol. X) p. 451 seq., dat ik hier woordelijk vertaal.

„Ik (DARWIN) plantte een jonge wilde *Verbascum* in mijn tuin, met het doel met deze proeven te nemen, en toen deze bloeide bleek zij duidelijk te verschillen van de drie soorten van dat geslacht die in onze buurt voorkomen. Ik hield ze voor een zonderlinge variëteit van *V. thapsus*. Zij bereikte een hoogte van 8 voet! Zij werd door een net tegen insectenbezoek beschermd en onder deze omstandigheden zetten de meeste *Verbascum* goed zaad. Tien bloemen werden bovendien zorgvuldig bestoven met pollen van dezelfde plant; en toen, later in het seizoen, het net weggenomen werd, werd de plant voortdurend door bijen bezocht; toch vormde zij, hoewel veel vruchten aangezet werden, geen enkel zaad. Het

volgende jaar werd deze plant onbedekt gelaten in de buurt van exemplaren van *V. thapsus* en van *V. lychnitis* zonder nochtans een enkel zaad te zetten. Vier bloemen echter, die terwijl de plant zich onder een net bevond, herhaaldelijk met pollen van *V. lychnitis* bevrucht waren, vormden vier vruchten, die 5, 1, 2 en 2 zaden bevatten; tegelijkertijd werden drie bloemen met pollen van *V. thapsus* bestoven, en deze vormden 2, 2 en 3 zaden (een goede vrucht van *V. thapsus* vormt 700 zaden).

Deze feiten brachten mij ertoe het matig groote veld vanwaar ik de wilde plant gehaald had nader te onderzoeken en ik vond er veel exemplaren van *V. thapsus* en van *V. lychnitis* en geen enkele andere *Verbascum*-soort, wel echter 33 planten in hun kenmerken intermediair tusschen deze twee soorten.

*Deze 33 planten waren onderling zeer verschillend.*

In hun vertakking leken zij meer op *V. lychnitis* dan op *V. thapsus*, in hun grootte echter meer op de laatste soort. Hun bladvorm naderde vaak zeer dicht tot die van *V. lychnitis* maar sommige hadden bladeren met een zeer wollig oppervlak en aflopenden bloedvoet, zooals *V. thapsus*, maar de mate van wolligheid en die van afloopen van den bladvoet ging niet altijd samen. In zoverre als de petala vlak waren en open bleven, en in de wijze waarop de antheren van de langere stamina aan de filamenten bevestigd waren, leken deze planten alle meer op *V. lychnitis* dan op *V. thapsus*. In de gele kleur van de corolla leken zij alle op laatstgenoemde soort. Indien zij werkelijk bastaarden waren is dit geen wonder, want GARTNER kruiste wit en geel bloeiende variëteiten van *Verbascum*, welker nakomelingen nooit bloemen van een intermediaire tint vormden, maar of zuiver wit of zuiver geel, meestal zuiver geel waren.

Mijn waarnemingen werden in den herfst gedaan, zoodat ik in staat was eenige half-rijpe vruchten van 20 der 23 intermediaire planten te verzamelen en ook van de zuivere *V. lychnitis* en *V. thapsus*, die op hetzelfde veld groeiden. De laatste zaten alle vol met goed ontwikkelde, maar onrijpe zaden, terwijl die der 20 intermediaire planten geen enkel goed ontwikkeld zaad gevormd hadden. Deze planten waren dus absoluut steriel.

Uit deze omstandigheid, zoowel als uit het feit dat de plant, die ik in mijn tuin gezet had, na bevruchting met pollen van *V. lychnitis*

*nitis* en van *V. thapsus* enkele, hoewel uiterst weinig zaden vormde, verder uit het feit dat de beide zuivere soorten op hetzelfde veld groeiden en uit de omstandigheid dat de steriele planten in hun kenmerken intermediair waren volgt zonder twijfel dat zij bastaarden waren. Naar de plaats waar zij in het grootste aantal voorkwamen te oordeelen, ben ik geneigd aan te nemen, dat *V. thapsus* de moeder en *V. lychnitis* de vader was.

Het is bekend dat vele soorten van *Verbascum* als aan den stam getrokken wordt of als deze met een stok geslagen wordt hun bloemen afwerpen. Dit is bv., zooals ik herhaaldelijk waarnam het geval bij *V. thapsus*. Eerst wordt de corolla van haar plaats van inplanting losgemaakt, dan buigen zich de kelkbladeren spontaan naar binnen zoodat zij het ovarium omvatten en door deze beweging wordt binnen 2 of 3 minuten de corolla afgeworpen. Bij zeer jonge, pas ontloken, bloemen geschiedt dit echter niet. *Verbascum lychnitis* en, naar ik meen ook *V. phoenicum* werpen hun corolla's niet af, hoe vaak en hoe hard men ze ook slaat.

In dit merkwaardige opzicht stemmen de bovenbeschreven hybriden met *V. thapsus* overeen, want ik bemerkte, tot mijn groote verrassing, dat zoodra ik de bloemknoppen rondom de bloemen, die ik met een draadje merken wilde, afplukte, deze hun corolla's lieten vallen.

De beschreven hybriden zijn van meerdere gezichtspunten uit, interessant.

Ten eerste door hun aantal, op verschillende punten van hetzelfde slechts matig groote veld. Dat de ouderplanten zoo dikwijls kruisen is opvallend omdat de *Verbascum*-soorten geen nectar uitscheiden; zij worden echter door pollen-verzamelande bijen bezocht. Bijen zijn, niettegenstaande zij veel pollen opeten, nuttig voor deze planten omdat zij verschillende individuen van dezelfde soort met elkaar kruisen en ik heb gevonden dat planten met „gekruist” zaad krachtiger zijn dan uit „zelfbevrucht” zaad; aan de andere zijde echter bastardeeren, zooals wij nu zien, bijen vaak en verknoeien (deteriorate) daardoor de soort.

Ten tweede zijn deze bastaarden zeer merkwaardig door hun groote verschillen; want hybriden van de eerste generatie van niet-gekweekte planten zijn doorgaans uniform. Dat deze planten tot de eerste generatie behoorden, mag veilig besloten worden uit

de absolute steriliteit van alle in het wild door mij waargenomen exemplaren en van het in mijn tuin verplante exemplaar, behalve wanneer dit kunstmatig en herhaaldelijk met zuiver pollen bevrucht werd, alsmede uit het uiterst geringe aantal zaden, dat zij dan vormde.

Uit deze, zoo sterk varieerende bastaarden kon gemakkelijk een bijna volkomen serie van vormen, die de beide ouder-soorten met elkaar verbond uitgekozen worden. Dit geval, zoowel als dat van *Primula*, toont dat botanici voorzichtig moeten zijn als zij uit het voorkomen van overgangsvormen tot specifieke identiteit van twee vormen willen besluiten, ook zou het in de vele gevallen waarin bastaarden matig vruchtbaar zijn niet gemakkelijk zijn een geringe graad van steriliteit tusschen in het wild groeiende planten, die allicht door elk van hun ouder-soorten bevrucht kunnen worden, te constateeren.

Ten derde en laatste vormen deze hybriden een uitstekende illustratie van een der vele diepzinnige opmerkingen van dien bewonderenswaardigen waarnemer GÄRTNER, namelijk van deze, dat hoewel planten, die gemakkelijk gekruist kunnen worden in den regel matig fertiele nakomelingen vormen, er toch ook duidelijke uitzonderingen op dezen regel zijn; en hier hebben wij soorten van *Verbascum*, die klaarblijkelijk zeer gemakkelijk kruisen, maar toch uiterst steriele bastaarden vormen."

Vaststaat in ieder geval dat DARWIN door terugkruising van den bastaard tusschen *V. thapsus* en *V. lychnitis* met beide ouders zaden heeft gekregen.

Ook MENDEL heeft een fertiele *Verbascumbastaard* gehad, zooals uit zijn correspondentie met NAEGELI (CORRENS, Abh. d. math. phys. Klasse der K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1905, No. III. p. 217) blijkt. Na medegedeeld te hebben dat meerdere *Verbascum*-bastaarden volkomen steriel waren, zegt hij:

„Der Zufall wollte es, das eine Pflanze von *Verbascum phoeniceum*  $\times$  *V. blattaria* in der Samenschüssel vergessen wurde und sammt dieser den Sommer über in einem Winkel der Gartens ohne alle Pflege stehen blieb. Im Herbste wurde die sehr kümmerliche Pflanze aufgefunden und zu ihrem üppig entwickelten Geschwistern in den Grund gesetzt. Obwohl sie hier im künftigen Jahre recht kräftig wurde, kam sie doch nicht zur Blüte und ueberwinterte

zum zweiten Male, während ihre Geschwister als zweijährige Pflanzen nach der Blüthe abstarben. Im heurigen Sommer (1867) brachte sie das Versäumte wieder ein; denn sie stand von Juni bis September ohne Unterbrechung in Blüte und erzeugte auch über 100 gut ausgebildete Samen". Helaas is geen latere mededeeling over de nakomelingschap gevonden.

Waar dus, DARWIN door terugkruising van den bastaard tusschen *V. thapsus* en *V. lychnitis* met beide ouders ten minste enkele zaden verkreeg en MENDEL door zelfbevruchting van een  $F_1$  plant van de kruising *V. phoeniceum*  $\times$  *V. blattaria* meer dan 100 goed ontwikkelde zaden verkreeg, is er geen reden om aan succes bij *Verbascum*-kruisingen te wanhopen en zijn dus zoo veel mogelijk pogingen, op zooveel mogelijk verschillende plaatsen, in deze richting zeer zeker aan te bevelen.

#### R é s u m é.

Aus der Litteratur wird gezeigt, dass DARWIN einen Bastard van *Verbascum thapsus*  $\times$  *lychnitis* gehabt hat, welche mit dem Pollen beider Eltern einige wenige Samen gab und dass MENDEL einen Bastard zwischen *Verbascum phoeniceum* und *V. blattaria* gehabt hat, welche bei Selbstbefruchtung über 100 gut ausgebildete Samen producirte. Über die Nachkommen dieser Samen wird leider nicht berichtet.

Da hieraus hervorgeht, dass es fertiele *Verbascum*-bastarde giebt wird die Fortsetzung van Versuchen mit diesem, durch die gewöhnlich völlige Sterilität der Bastarde, so entäuschendem Genus, dennoch empfohlen.

Ingezonden : 1 December 1919.

## VERWANTSCHAP ALS BIOLOGISCH VRAAGSTUK

door M. J. SIRKS.

De ingewikkelde kronkelpaden, waarlangs de studie van de op aarde aanwezige plantengroei en het onderzoek der dierenwereld hun hooge trap van ontwikkeling bereikt hebben, zijn niet altijd geheel en al langs elkaar gegaan. Wel schijnt het vaak, alsof plantkunde en dierkunde van elkander gescheiden behooren te worden; wel wordt veelal de opvatting gehuldigd, dat een botanicus geen zoöloog kan zijn en een zoöloog geen meening over een botanisch vraagstuk mag hebben, maar dan vergeet men toch maar al te zeer, dat beide vakken een gemeenschappelijke basis, het leven in al zijn uitingen, hebben en dat een dergelijke scheiding slechts een kunstmatige is. Van tijd tot tijd werd dan ook reeds vroeger van zoölogischen of botanischen kant een voelhoren uitgestoken om te vernemen, wat er door de bureu gedacht werd en wanneer dan een punt van aanraking tusschen beide, schijnbaar onderling zoo geheel onafhankelijke wetenschappen was gevonden, dan was dit voorloopig contact in vele gevallen aanleiding tot een dichter bij elkaar komen, een langdurig samengaan en samenwerken totdat tenslotte toch weer de verwijdering kwam.

Tot blijvende vereeniging kwam het niet.

Maar sedert het midden der vorige eeuw schijnen er tusschen plantkunde en dierkunde banden gelegd te zijn van zoo sterke natuur, dat hun verbreking onmogelijk lijkt; verschillende takken van beide kanten komend, zijn samengegroeid en hebben met elkaar een nieuwe tak van wetenschap gevormd: de studie van de levende natuur in haar algemeene grondslagen, de algemeene biologie. En in den loop der jaren is die jonge tak een stam geworden van aanzienlijken omvang, van eerbiedwekkende groeikracht.

Dat proces, het zelfstandig worden der algemeene biologie, lag in de lijn van ontwikkeling der beide biologische wetenschappen



het was het logisch gevolg van die ontwikkeling en van de daarbij plaatsgrijpende verlegging van het zwaartepunt in die wetenschappen zelf. Tot ongeveer 1875 had in beide richtingen de meerderheid der onderzoekers het zoeken naar een overzicht over de tallooze levensvormen, naar een stelsel van indeeling der planten en dieren, tot uitsluitend studiedoel; de bestudeering der levensuitingen en der levensverschijnselen bleef op den achtergrond. Maar na 1875 kwam hierin een groote, ingrijpende verandering; de ontzagwekkende veelvormigheid van organismen werd beschouwd als gevolg van het „leven”; de processen, die in het levend wezen afspelen, werden op zichzelf onderwerpen van diepgaande naspeuringen en daarmee kwamen de botanici en de zoölogen tot het bewustzijn, dat ze biologen waren en dat biologie werkelijk studie van den „bios”, van het leven in al zijn wondere gebeurtenissen, moet zijn.

Zoo traden vraagstukken op den voorgrond van gemeenschappelijke waarde, waaraan zoölogen en botanici hun tijd ter bestudeering gaven, begrippen, wier beteekenis voor beide wetenschappen door samenwerking van plantkunde en dierkunde werd onderzocht en ten behoeve daarvan ontstonden werkmethoden en een techniek, die voor de algemeene biologie een eerste vereischte waren. En daaruit kwamen gevolgtrekkingen tevoorschijn, die algemeen geldige regels onthulden, grondregels, waardoor 'de levensverschijnselen bij planten en bij dieren gebonden bleken.

Na die onderlinge samenwerking en samengroeiing van gedeelten der beide wetenschappen van de levende natuur, ontwikkelde zich de algemeene biologie in bepaald uitgesproken richting; ze zocht toenadering tot de wetenschappen der anorganische natuur en ze kwam al heel spoedig onder hun invloed. Dat moge in de oogen van velen, leeken en wetenschappelijke onderzoekers, een ongewenschte invloed zijn; een goede kant is er, die m. i. door geen bioloog kan ontkend worden: sedert de toenadering tot de anorganische wetenschappen zijn we ons meer rekenschap gaan geven van de betrouwbaarheid onzer onderzoekingen; we stellen thans hooger eischen aan de methodiek en aan de zuiverheid van ons werk en we streven ernaar, zonder vooropgezette meening de feiten aan te zien en daaruit gevolgtrekkingen te maken, welke goed gefundeerd zijn. De biologie begint een exacte wetenschap te worden

Die exactheid verlangt van den onderzoeker veel, meer dan de

vroegere opvattingen van de eischen der biologische wetenschap, waarin de fantasie een min of meer belangrijke rol speelde. Ze stelt voorop, dat we niet meer met totnogtoe algemeen gebruikelijke termen werken mogen, zonder zoo nauwkeurig mogelijk na te gaan, wat eigenlijk met die term bedoeld is, wat de biologische waarde van zoo'n term is. Er zijn zoo in de laatste vijftien, twintig jaar nog al wat biologische termen weggevallen, omdat ze bleken in het kader van de biologie als exacte wetenschap niet mee te kunnen en er niet in thuis te behooren. Maar er zijn er ook nog een aantal, die levensvatbaarheid behouden hebben en, uit het dagelijksch leven in de biologie binnengekomen, daar nog altijd krachtig, hoewel niet door streng onderzoek gelouterd zijn. Het onderzoek van zoo'n term brengt een vraagstuk met zich; iedere term wordt een probleem. Daaronder zijn er van groote beteekenis om de belangrijke plaats, die ze in de biologie innemen en die ze misschien wel, misschien niet verdienen. Een van die termen, welke een omvangrijk vraagstuk met zich brengt, is die van „verwantschap”. Het moge me daarom geoorloofd zijn, de

verwantschap als biologisch vraagstuk

nader te beschouwen. Een geschiedkundig overzicht van de vele verschillende beteekenissen, die in den loop der jaren aan dit woord gehecht zijn, wensch ik niet te geven, het alleen te zien onder de belichting van wat wij tegenwoordig in de biologische wetenschap als criterium mogen aanwenden.

In het dagelijksch leven, de bron van vele onzer biologische gebruikstermen, speelt verwantschap een dubbele rol: eenerzijds duidt het op gelijkheid in afstamming, daarnaast op overeenkomst in aanleg. Immers we spreken van bloedverwantschap als saamhoorigheid in afstamming, maar evengoed van geestverwantschap als saamhoorigheid in geestesaanleg. Verwantschap is dus in ieder geval saamhoorigheid, al kan die dan ook op twee manieren opgevat worden. In nog sterker mate is dit in de biologie het geval: daar worden zeer verschillende waardeeringen gevonden van dien eenen term, verschillende standpunten ingenomen over de waarde en over de beteekenis daarvan. En ook hier kunnen al die opvattingen teruggebracht worden tot twee groepen met in den grond verschillende beschouwingswijze, die van de systematiek en die van de erfelijkheidsleer. Die tegenstelling zit al langen tijd in de

lucht; ze is geboren na de grondvesting der evolutie-thee, ze is grooter geworden na de erkenning van de zijde der systematici, dat phylogenie den grondslag van een rationeel indeelingsstelsel van planten en dieren zou moeten vormen, dat systematiek dus phylogenetische stamboomstudie zijn moet en ze is thans, onder den invloed van de steeds meer exactheid eischende erfelijkheids-leer wel zeer verscherpt.

Dat is ook door RAUTHER gevoeld (1912), die de min of meer ondankbare taak op zich genomen heeft, om de geschiedenis van het verwantschapsbegrip te schrijven en als gevolgtrekking daaruit meent hij dan ook twee begrippen te moeten opstellen: verwantschap en affiniteit. Die tegenstelling zou ik kunnen onderschrijven, ware het niet, dat RAUTHERS pogingen tot definitie met een filosofisch waas omgeven werden en daardoor aan exactheid heel hebben ingeboet. Hij karakteriseert „Verwandschaft” als „die Aehnlichkeit der Organismen dem Begriffe nach, bzw. in generellen abstrakten Charakteren” en „Affinität” als „die Aehnlichkeit hinsichtlich der Materie bzw. der konkreten Teile”. Dat daardoor een verheldering van inzicht bereikt zou worden, meen ik te moeten betwijfelen, vooral voorzover die „Verwandschaft dem Begriffe nach” geldt. Want juist om dit begrip gaat het; wanneer daaraan iets hapert, dan is iedere verder daarop gebouwde verwantschap minstens twijfelachtig. Evengoed als een trompet en een cello volgens RAUTHER verwant zijn, omdat het beide muziekinstrumenten zijn en dus voor hetzelfde doel dienen, evenzo goed kunnen we arenden en muggen verwant noemen, omdat het beide vliegende wezens zijn, die zelfs nauw verwant moeten heeten, want ze zijn bovendien beide bloeddorstig. Dat aan het begrip, hetwelk aan zulke verwantschappen ten grondslag gelegd wordt, niet teveel waarde moet gehecht worden, zal wel niemand ontkennen. Een dergelijk begrip blijft altijd iets subjectiefs, een vooropgezette maat van waardeering, die de een zus, de ander zoo zal willen stellen. En juist daarvoor kiest RAUTHER ongelukkig genoeg het typische woord verwantschap, terwijl de overeenstemming in structuur zich met de benaming „affiniteit” moet tevreden stellen. Ik wensch dan ook RAUTHER op dezen weg niet te volgen, temeer niet wanneer hij daarna tracht de oogenschijnlijk nogal weinig samenhangende verwantschap en affiniteit te verbinden, om op die manier tot een ongelukzalige

hybride „Typus” te komen, nog wat vager en wat minder exact, dan zijn verwantschapsopvatting al was. Natuurwetenschappelijke vooruitgang laat zich niet verkrijgen door in de lucht hangende redeneeringen, zooals RAUTHER die geeft. Een scherpe terminologie moet daarvoor ons uitgangspunt zijn.

De beide vormen van verwantschap, zooals we die reeds leerden kennen, zijn niet te vereenigen; de daaraan oorsprong gevende beschouwingswijzen zijn zoo in den grond verschillend, dat de verwantschap naar afstamming, de genealogische dus, en de verwantschap naar bezit aan erfelijke eigenschappen, de genotypische verwantschap, nooit tot een geheel versmolten zullen kunnen worden. Dat zal u misschien bevreemden: het is een vrijwel ingeburgerd geloof, dat nauwe samenhang in afstamming groote overeenstemming in bezit aan erfelijke eigenschappen met zich brengt, en omgekeerd zou gelijkheid van genotype getuigen voor genealogische saamhoorigheid. Dat is nooit meer dan geloof kunnen worden en het is een slechts tot op geringe hoogte gerechtvaardigd geloof.

Beginnen we met zoo scherp mogelijk te omschrijven wat deze beide opvattingen van verwantschap behelzen; genealogische verwantschap is dan de overeenstemming bestaande tusschen twee levende wezens ten opzichte van hun afstamming; genotypische verwantschap de overeenstemming bestaande tusschen twee organismen ten opzichte van het samenstel van erfelijke eigenschappen, dat ze bezitten. Beide vormen kunnen zijn absoluut en gradueel; genealogische verwantschap in absoluten vorm bestaat tusschen twee kinderen van hetzelfde ouderpaar, terwijl haar gradaties uitgedrukt kunnen worden analoog aan de onder menschen geldende graden van bloedverwantschap. Absolute genotypische verwantschap vereischt volkomen overeenstemming, dus identiteit tusschen twee individuen ten opzichte van hun bezit aan erfelijke eigenschappen; de gradaties daarvan worden uitgedrukt, schematisch gesproken, door het procentgetal erfelijke eigenschappen, dat beide individuen gemeenschappelijk hebben.

Die beide verwantschapsomschrijvingen dekken elkaar volstrekt niet; iedereen, die eens een kruising gemaakt heeft tusschen twee op zichzelf fokzuivere individuen, welke in meer dan één erfelijke eigenschap van elkaar verschilden, en van die kruising de tweede en derde generaties heeft opgekweekt, weet uit eigen ervaring, dat

er onder de kinderen van hetzelfde plantenindividu na zelfbestuiving of van hetzelfde dierenpaar individuen kunnen voorkomen, die genotypisch sterk van elkaar verschillen. En voor hen, die dit nog niet uit eigen aanschouwing kennen, mogen de getallen spreken: uit een kruising van twee planten, die in vijf onderling onafhankelijke erfelijke eigenschappen van elkaar verschillen, krijgt men een aantal kleinkinderen (broers en zusters) die in 1024 groepen verdeeld kunnen worden, welke groepen alle een ander bezit aan erfelijke eigenschappen toonen; bij verschil in tien erfelijke eigenschappen der ouders, is dit laatste getal zelfs meer dan een millioen. En omgekeerd is het evenzeer juist, dat beide omschrijvingen iets anders beoogen: uit de paring van twee organismen kunnen kinderen geboren worden, die met de kinderen van een ander organismenpaar in erfelijke eigenschappen volmaakt overeenstemmen, terwijl toch de beide ouderparen niet de minste bloedverwantschap, in den familiaren zin van het woord, hebben. Voorzooover de erfelijke eigenschappen zich bij de vorming van de voortplantingscellen onafhankelijk van elkaar gedragen, laat zich dit gemakkelijk langs wiskundigen weg afleiden. En experimenteel werk is er evenzeer genoeg voorhanden, om dit aan te toonen, bijv. de bekende synthese van *Oenothera Lamarckiana* uit de beide vormen *biennilaeta* en *biennivelutina*.

Dit sluit echter niet de mogelijkheid uit, dat genealogisch nauwverwante individuen ook groote genotypische overeenstemming toonen; ieder stel planten of dieren, kinderen van eenzelfde ouderpaar zijn genotypisch volmaakt verwant, wanneer maar die ouders volkomen fokzuiver zijn ten opzichte van al hun erfelijke eigenschappen. Want dan krijgen immers alle kinderen de beschikking over dezelfde erfelijke eigenschappen van hun vader en van hun moeder. Nog een tweede mogelijkheid doet zich hierbij voor: de zgn. eeneiëge of identieke tweelingen onder de menschen, die ontstaan uit een enkele bevruchte eicel en dan ook wel zoo nauw als maar eenigszins denkbaar is, genealogisch verwant zijn, hebben naar alle waarschijnlijkheid onderling ook een zeer nauwe genotypische verwantschap. En wat bij ons menschen hooge uitzondering is, is bij het gordeldier *Tatusia* algemeene gewoonte. Immers daar worden, al naar de soort, 4 of 8 individuen door deeling uit dezelfde bevruchte eicel gevormd, met een gemeenschappelijk chorion, en

die zijn alle 4 in hooge mate genotypisch gelijk. Wel zijn er tusschen vier, uit één eicel afkomstige individuen verschillen waargenomen in aantal der wervels, maar het is toch hier niet zeker, of dit wellicht het gevolg van modificatie is. Hierover kunnen we ons voorloopig echter nog geen nader oordeel vormen, waar we over de verdeeling der erfelijke eigenschappen bij somatische celdeling nog zoo slecht georiënteerd zijn. Dit slechts is zeker, dat zulke „identieke” tweelingen en zulke zeer nauwverwante gordeldieren altijd van hetzelfde geslacht zijn.

Waar de genealogische verwantschap geen genotypische overeenstemming als noodzakelijk gevolg heeft en waar genotypische verwantschap geen volstrekt zeker bewijs levert voor genealogische saamhoorigheid, hoogstens beide verwantschapsvormen in sommige opzichten parallel loopen, zijn ze dus onvereinigbaar en kunnen we alleen dan verder komen, als we beide in hun waarde laten en beide in hun beteekenis erkennen als problemen van verschillende natuur.

Men versta mij echter niet verkeerd: ik zeg niet, dat de genealogische en genotypische verwantschapsvormen niet samen *kunnen* gaan, en evenmin ontken ik, dat er zeer vermoedelijk in de groote lijnen der phylogenie nauwe betrekkingen tusschen beide verwantschappen bestaan, maar ik wensch er uitsluitend op te wijzen, dat genealogische verwantschap geen bewijskracht bezit ten opzichte der genotypische, evenmin als het omgekeerde het geval is.

De erfelijkheidsleer heeft alleen te maken met de overeenkomst in bezit aan erfelijke eigenschappen welke tusschen twee organismen aangetoond kan worden; de genealogie met de saamhoorigheid in afstamming en de systematiek krijgt dan de wellicht dankbare, maar in ieder geval zeer zware taak te beslissen, welke van beide verwantschappen zij als basis voor haar indeelingssysteem gebruiken zal, en ieder op zichzelf beschouwend, na te gaan, in hoeverre een samengaan der beide verwantschapsvormen exact verdedigbaar is. Het is niet geheel onmogelijk, dat daaruit dan een derde goed verdedigbare opvatting omtrent verwantschap geboren wordt: de systematische, al lijkt me dit niet zeer waarschijnlijk. Immers de systematiek moge wel bedenken, dat deze opvatting scherp belijnd en goed gefundeerd moet zijn; ze geve ons niet naast de reeds bestaande „Typus”-aanbiddingen nog een vereerings-

er onder de kinderen van hetzelfde plantenindividu na zelfbestuiving of van hetzelfde dierenpaar individuen kunnen voorkomen, die genotypisch sterk van elkaar verschillen. En voor hen, die dit nog niet uit eigen aanschouwing kennen, mogen de getallen spreken: uit een kruising van twee planten, die in vijf onderling onafhankelijke erfelijke eigenschappen van elkaar verschillen, krijgt men een aantal kleinkinderen (broers en zusters) die in 1024 groepen verdeeld kunnen worden, welke groepen alle een ander bezit aan erfelijke eigenschappen toonen; bij verschil in tien erfelijke eigenschappen der ouders, is dit laatste getal zelfs meer dan een millioen. En omgekeerd is het evenzeer juist, dat beide omschrijvingen iets anders beoogen: uit de paring van twee organismen kunnen kinderen geboren worden, die met de kinderen van een ander organismenpaar in erfelijke eigenschappen volmaakt overeenstemmen, terwijl toch de beide ouderparen niet de minste bloedverwantschap, in den familiaren zin van het woord, hebben. Voorzoover de erfelijke eigenschappen zich bij de vorming van de voortplantingscellen onafhankelijk van elkaar gedragen, laat zich dit gemakkelijk langs wiskundigen weg afleiden. En experimenteel werk is er evenzeer genoeg voorhanden, om dit aan te toonen, bijv. de bekende synthese van *Oenothera Lamarckiana* uit de beide vormen *biennilaeta* en *biennivelutina*.

Dit sluit echter niet de mogelijkheid uit, dat genealogisch nauwverwante individuen ook groote genotypische overeenstemming toonen; ieder stel planten of dieren, kinderen van eenzelfde ouderpaar zijn genotypisch volmaakt verwant, wanneer maar die ouders volkomen fokzuiver zijn ten opzichte van al hun erfelijke eigenschappen. Want dan krijgen immers alle kinderen de beschikking over dezelfde erfelijke eigenschappen van hun vader en van hun moeder. Nog een tweede mogelijkheid doet zich hierbij voor: de zgn. eeneiïge of identieke tweelingen onder de menschen, die ontstaan uit een enkele bevruchte eicel en dan ook wel zoo nauw als maar eenigszins denkbaar is, genealogisch verwant zijn, hebben naar alle waarschijnlijkheid onderling ook een zeer nauwe genotypische verwantschap. En wat bij ons menschen hooge uitzondering is, is bij het gordeldier *Tatusia* algemeene gewoonte. Immers daar worden, al naar de soort, 4 of 8 individuen door deeling uit dezelfde bevruchte eicel gevormd, met een gemeenschappelijk chorion, en

die zijn alle 4 in hooge mate genotypisch gelijk. Wel zijn er tusschen vier, uit één eicel afkomstige individuen verschillen waargenomen in aantal der wervels, maar het is toch hier niet zeker, of dit wellicht het gevolg van modificatie is. Hierover kunnen we ons voorloopig echter nog geen nader oordeel vormen, waar we over de verdeeling der erfelijke eigenschappen bij somatische celdeling nog zoo slecht georiënteerd zijn. Dit slechts is zeker, dat zulke „identieke” tweelingen en zulke zeer nauwverwante gordeldieren altijd van hetzelfde geslacht zijn.

Waar de genealogische verwantschap geen genotypische overeenstemming als noodzakelijk gevolg heeft en waar genotypische verwantschap geen volstrekt zeker bewijs levert voor genealogische saamhoorigheid, hoogstens beide verwantschapsvormen in sommige opzichten parallel loopen, zijn ze dus onvereinigbaar en kunnen we alleen dan verder komen, als we beide in hun waarde laten en beide in hun beteekenis erkennen als problemen van verschillende natuur.

Men versta mij echter niet verkeerd: ik zeg niet, dat de genealogische en genotypische verwantschapsvormen niet samen *kunnen* gaan, en evenmin ontken ik, dat er zeer vermoedelijk in de groote lijnen der phylogenie nauwe betrekkingen tusschen beide verwantschappen bestaan, maar ik wensch er uitsluitend op te wijzen, dat genealogische verwantschap geen bewijskracht bezit ten opzichte der genotypische, evenmin als het omgekeerde het geval is.

De erfelijkheidsleer heeft alleen te maken met de overeenkomst in bezit aan erfelijke eigenschappen welke tusschen twee organismen aangetoond kan worden; de genealogie met de saamhoorigheid in afstamming en de systematiek krijgt dan de wellicht dankbare, maar in ieder geval zeer zware taak te beslissen, welke van beide verwantschappen zij als basis voor haar indeelingssysteem gebruiken zal, en ieder op zichzelf beschouwend, na te gaan, in hoeverre een samengaan der beide verwantschapsvormen exact verdedigbaar is. Het is niet geheel onmogelijk, dat daaruit dan een derde goed verdedigbare opvatting omtrent verwantschap geboren wordt: de systematische, al lijkt me dit niet zeer waarschijnlijk. Immers de systematiek moge wel bedenken, dat deze opvatting scherp belijnd en goed gefundeerd moet zijn; ze geve ons niet naast de reeds bestaande „Typus”-aanbiddingen nog een vereerings-



manie voor een onbestaanbaar en te kwader uur uitgedacht ideaal te zien.

Waar het groote verschil in omschrijving tusschen de beide gescheiden opvattingen van het begrip „verwantschap” u naar ik hoop, wel volkomen duidelijk zal zijn, zal wellicht de vraag zich aan u opdringen, of dan niet iedereen van de verschillende waarde der beide verwantschapsomschrijvingen overtuigd is. En op die vraag moet helaas streng ontkennend geantwoord worden. De beide begrippen van verwantschap worden waarlijk niet alleen in kringen van leeken of van niet-wetenschappelijk onderlegde vakmensen door elkaar gehaspeld; de zuiver-wetenschappelijke biologische literatuur is lang niet vrij van verwarring in dit opzicht. Zelfs zou ik de stoute stelling willen verdedigen: een goed fokker of teler weet beter de verschillen in beteekenis tusschen genealogische en genotypische verwantschap aan te geven, dan menig geschoold bioloog. Dat in praktische kringen verwantschap naar afstamming en verwantschap naar erfelijken aanleg als verschillende dingen beschouwd worden, is voldoende gebleken uit de discussies over de wenselijkheid van invoering eener uniforme naamgeving voor stamboekdieren, welke kortgeleden op vergaderingen der Vereeniging voor wetenschappelijke teelt gehouden werden. Daar werd er uitdrukkelijk op gewezen, dat aan een nomenclatuur zooals die noodig geacht werd, slechts genealogische en geen zoötechnische waarde gehecht mocht worden. En dat daartegenover door schrijvers van wetenschappelijken huize wel eens verwarde uiteenzettingen gegeven worden, of nog liever in het geheel geen uiteenzettingen van wat verwantschap beteekent, zal wel niemand, die „wetenschappelijke” faunistische, floristische of evolutieliteratuur kent, ontkennen. Sprekend is hiervoor o. a. de beschouwing, die OSCAR HERTWIG, toch waarlijk niet de minste, hierover in zijn *Allgemeine Biologie* in 1912 neerschreef: „Da aber der Verwandtschaftsgrad auch der Ausdruck für eine grössere oder geringere Aehnlichkeit in der Organisation der Geschlechtszellen ist, so würden damit Unterschiede in der Organisation das Ausschlaggebende sein” en op dezen zin onmiddellijk laat volgen: „Die Verwandtschaft ist am engsten, wenn die beiden für Befruchtung bestimmten Zellen unmittelbar von ein und derselben Mutterzelle abstammen; sie wird eine entferntere wenn aus der Mutterzelle viele Zellgenerationen hervorgegangen

sind, von deren Endprodukten erst Geschlechtszellen erzeugt werden. Wenn wir als Beispiel eine höhere Blütenpflanze wählen, so können die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen von ein und demselben Geschlechtsapparat, also von einer Blüte, oder von verschiedenen Blüten desselben Sprosses, oder endlich verschiedener Sprosse abstammen. Noch mehr erweitert sich der Grad der Verwandtschaft, wenn die Geschlechtsprodukte von zwei verschiedenen Individuen ein und derselben Art abstammen." (1912. p. 369).

Aanvankelijk dus de opvatting, dat verwantschap haar uitdrukking vindt in overeenstemming in „Organisation", dus in erfelijken aanleg der voortplantingscellen, en vlak daarna een baseeren van verwantschap zuiver op afstamming, zelfs tot in somatische details doorgevoerd. Genotypische en genealogische verwantschap dus geheel en al hetzelfde! Is het wonder, dat op het voetspoor van den grooten OSCAR HERTWIG velen gegaan zijn?

Toch ligt er een goed element in deze woorden van HERTWIG en wel waar hij spreekt van verwantschap tusschen voortplantingscellen. We zijn in de biologie en vooral ook in de praktijk zoo gewend, alleen aan individuen te denken, dat we eigenlijk onze algemeene terminologie daarnaar richten, onwillekeurig al onze begrippen tot de individuen beperken. Maar in de verandering, welke het moderne erfelijkheidswerk ons gebracht heeft, is besloten een verminderde erkenning van de beteekenis van het individu in den gewonen zin van het woord en een vermeerderde waardeering van de cel, vooral van de voortplantingscel, de gamete. Iedere erfelijkheidsbeschouwing moet gebaseerd zijn op deze gamete en op wat daaruit zich ontwikkelt, de lichaamscellen of somatische cellen. En terecht merkt HERTWIG hier het belang op van de verwantschap tusschen die voortplantingscellen. Immers ieder hooger organisme maakt eenmaal een stadium door, waarin zijn lichaam uit niets anders bestaat dan het versmeltingsprodukt van twee voortplantingscellen, uit een zygote, waaruit zich dan verder het geheele lichaam vormt. Die voortplantingscellen bevatten volgens onze tegenwoordige beschouwingen alle erfelijke eigenschappen, welke later in het individu tot uiting zullen komen en tusschen die voortplantingscellen is dus een genotypische verwantschap mogelijk, evengoed als een genealogische.

Maar voor de somatische cellen, waaruit een lichaam bestaat,

ligt dit niet zoo voor de hand. De genealogische verwantschap tusschen die cellen is zeer nauw, daar toch alle somatische cellen, welke samen een lichaam opbouwen, van één enkele cel afstammen; maar de genotypische? Daarmee raken we aan een van de moeilijkste problemen, die de tegenwoordige erfelijkheidsleer ons biedt: hoe groot is de genotypische verwantschap tusschen de somatische cellen, welke bijv. ons eigen lichaam vormen? Een groot gebied van onderzoekspunten wordt ons door het stellen van deze vraag geopend, een gebied waarop totnogtoe de meest tegenstrijdige leeren verkondigd worden en waarop zóó weinig vaststaat, dat we thans nog niet met zekerheid kunnen zeggen: alle somatische cellen, waaruit een lichaam bestaat, zijn gelijk of ze zijn ongelijk. De scherpe tegenstelling, welke ongetwijfeld bestaat tusschen de gewone celdeeling en de reductiedeeling, waardoor de voortplantingscellen gevormd worden heeft ons bijna de uitspraak: „alle somatische cellen van eenzelfde individu zijn genotypisch volmaakt gelijk” als aprioristisch dogma doen aanvaarden, temeer waar er proefnemingen konden worden aangevoerd, die zulks schenen te bewijzen. Immers het is bekend, dat uit een enkele opperhuidscel van een begoniablade een geheele plant kan opgroeien, zoodat we dus noodzakelijkerwijze moeten aannemen, dat in die opperhuidscel *alle* erfelijke eigenschappen der begoniaplant aanwezig zouden zijn. Maar dit argument is langzamerhand gelezen in dezen zin: uit *iedere* opperhuidscel van een begoniaplant kan een geheele plant opgroeien. En deze algemeene uitspraak is zeker ongegrond. Want het zijn alleen die opperhuidscellen, die dicht tegen een vaatbundel van het blad aanliggen, waaruit de vorming van een jonge plant totnutoe waargenomen is. En deze opperhuidscellen onderscheiden zich van de overige, doordat hier niet de zoogenaamde subepidermale laag afgescheiden is, welke in erfelijkheidsopzicht zeker een belangrijke rol speelt, omdat alle voortplantingscellen van de plant uit deze laag gevormd worden. Iets dergelijks volgt misschien ook uit de onderzoekingen van BEYERINCK over de vorming van wortels aan plantengallen, veroorzaakt door *Neuroterus lenticularis*, waarbij bleek, dat slechts weinige gallen in staat waren deze wortels te vormen: „waarschijnlijk hangt dit wortelvormend vermogen samen met de plaats, waar de gal op het eikenblad ontstaat.” (1917. p. 1242). Hangt dit verschil in ver-

mogen ook samen met een gebrek aan genotypische overeenstemming tusschen de cellen van de verschillende bladgedeelten? Ik wensch echter thans niet verder dit nog zeer hypothetische gebied te betreden, maar alleen erop te wijzen, hoe wijd gezichtsveld voor onderzoekingen op erfelijkheidsgebied ons door deze beschouwing van het vraagstuk der verwantschap hier geopend wordt.

Keeren we thans terug tot onze scheiding der beide opvattingen van verwantschap: de genealogische als saamhoorigheid naar afstamming en de genotypische als saamhoorigheid door overeenkomst in erfelijken aanleg. De omschrijvingen dier beide verwantschapsbegrippen zijn zooals vanzelf spreekt, niet meer dan uitgangspunten, vanwaaruit wellicht meer te bereiken valt. Om echter verder te komen, is methodiek noodig; we kunnen de verwantschap tusschen twee organismen niet zoo maar constateeren zonder eenig behoorlijk onderzoek en dit onderzoek verlangt een nauwkeurig in haar deugden en ondeugden bekende onderzoekstechniek.

Hoe benaderen we nu de verwantschap, die twee organismen onderling toonen? Hoe bepalen we den graad van verwantschap tusschen deze beide? Indien we ons deze vraag voorleggen en we nemen daartoe twee willekeurig gekozen dieren of planten als proefkonijnen, dan zal zich als vanzelf een methode aan ons opdringen, die zeer voor de hand ligt: de beschrijvende methode. Van ieder der beide organismen maken we een portret, zij dit nu in woorden of in afbeeldingen en deze beide portretten worden vergeleken. Daarmee hebben we al een vrij hoog standpunt bereikt op het bergspoor waarlangs de biologische methodiek bezig is op te klimmen, want we hebben al de trappen, waarop zuivere beschrijving en waarneming staan, reeds beneden ons. We zijn aan de vergelijking gekomen, waaraan we niet ontkomen kunnen. En evenmin als wij persoonlijk eraan ontkomen kunnen, evenmin is de wetenschap in haar geschiedenis eraan ontkomen. Ze heeft, in den tijd waarin verwantschap nog een der vage begrippen was, welke in een doos van Pandora besloten liggen, zich tevreden gesteld met het opmaken van uitvoerige beschrijvingen, gedetailleerde portretten; waren de portretten van twee planten vrijwel gelijk, dan werden die planten ook als zeer naverwant beschouwd. Ongetwijfeld zou dit een zeer gemakkelijk criterium van verwantschap zijn en het is voorzeker die groote gemakkelijheid, die aan de portretmethode

een zoo sterke verleidende kracht geeft, waardoor nog talrijke biologen, plant- en dierkundigen beide, ertoe gebracht worden, uiterlijke overeenstemming als verwantschapsbewijs te huldigen. Scherpe ontleding van dit bewijzend vermogen toont echter spoedig, dat het hol is, en dit geldt ten opzichte van beide verwantschapsvormen. Lichamelijke gelijkheid bewijst geen gelijkheid in afstamming, want er kunnen twee lichamelijk niet te onderscheiden individuen voorkomen, die genealogisch niet in het minste verwant zijn, terwijl twee broers of zusters zeer sterk van elkaar kunnen afwijken. Voor genealogische verwantschap mist lichamelijke overeenstemming dus alle bewijswaarde. Zijn er geen menselijke dubbelgangers om aan te toonen, dat dit ook voor ons geldt?

En ten opzichte van genotypische verwantschap zijn de zaken precies dezelfde: gelijkheid van portret bewijst geen genotypische overeenstemming, ongelijkheid geen verschil in erfelijken aanleg. Dat we dit weten, danken we aan het werk der laatste twintig jaren: het is heel goed mogelijk, dat twee individuen in bezit aan erfelijke eigenschappen zeer uiteenloopen, en toch op het oog niet van elkaar te onderscheiden zijn, en het is omgekeerd evenzeer goed mogelijk, dat twee organismen over volmaakt hetzelfde stel erfelijke eigenschappen te beschikken hebben, terwijl toch door zeer verschillende levensomstandigheden, hun uiterlijk zoo verschillend is gevormd, dat hun portretten niet de minste gelijkenis vertoonen.

Waar nu overeenstemming in portret zonder waarde is voor het bewijzen van genealogische en van genotypische verwantschap, daar zal de systematiek, die toch met deze beide terdege rekening heeft te houden, zich ook niet langer met deze vergelijkende portretmethode kunnen tevreden stellen.

Dus beschrijving alleen is onbruikbaar als verwantschapsmaatstaf en vergelijkende beschrijving evenzeer. Een derde methode is thans op den voorgrond gekomen: de doelbewuste proefneming, het experiment. We zouden haast kunnen spreken van een tooverwoord der twintigste eeuw, indien we het woord „experiment” noemen. En inderdaad is het experiment de drijfkracht geweest, die ons in den laatsten tijd zoo'n eind verder gebracht heeft, dan we in 1900 waren. Wat echter volstrekt niet zeggen wil, dat ieder experiment bewijst, omdat het nu eenmaal een experiment is. Immers we loopen in den tegenwoordigen tijd wel eens gevaar,

ieder ingrijpen door den onderzoeker in den natuurlijken gang van zaken als experiment te gaan beschouwen, terwijl toch maar al te vaak zulke kunstmatige proefnemingen met echte experimenten zeer weinig overeenkomst vertoonen, veelmeer nog geheel tot de rubriek „beschrijvingen” behooren, zij het dan met een experimenteel tintje overgeschilderd. En dan is het merkwaardig te zien, hoe grooten indruk zulke pseudo-experimenteele proefnemingen zelfs op die biologen maken kunnen, van wie verwacht mocht worden, dat ze nauwgezetter zouden toekijken en kritischer zouden overwegen, of de opzet dier proefnemingen rechtsgeldigheid bezat.

Zoo zijn herhaaldelijk experimenteele onderzoekingen over verwantschap gepubliceerd, welke aanvankelijk algemeene waardeeringen te vinden, maar toch niet dat gaven, wat door exacte kritiek als verwantschapsfundament erkend kan worden. Er is een tijd geweest, waarin de mogelijkheid van geslachtelijke paring van twee individuen als argument voor hun nauwe verwantschap genomen werd. Gelukte een kruising tusschen twee planten, dan zouden deze planten nader aan elkaar verwant zijn, dan twee planten, tusschen welke geen onderlinge bevruchting verkregen werd. Dit is een zeer verspreide meening, welke reeds in oude klassieke onderzoekingen haar rol gespeeld heeft en welke thans nog in veel beschouwingen over de beteekenis van verwantschap te vinden is. Ik behoef u slechts te herinneren aan de levendige en vruchtbare periode in de ontwikkeling der bastaardeeringsvraagstukken, welke op de vooral in Duitschland zoo verwarrend werkende en reinnende schijnwetenschappelijke produkten van SCHELVER en HENSCHEL volgde, de periode in de eerste helft der negentiende eeuw, waarin het werk te vermelden valt van HERBERT, KNIGHT, GODRON, C. F. VON GAERTNER en talrijke andere onderzoekers (vgl. SACHS 1876. p. 455 vv. en SIRKS 1915.) In de discussies uit dien tijd treedt de beteekenis der verwantschap ten opzichte der bastaardeeringsmogelijkheid zeer op den voorgrond; de meening dat het gelukken eener bastaardeering en ook de vruchtbaarheid der bastaarden een maatstaf zouden zijn voor de verwantschap der gekruiste individuen vond krachtige verdediging bij den een, heftige bestrijding bij den ander.

En bijna honderd jaar later laat OSCAR HERTWIG in zijn *Allgemeine Biologie* (1912. p. 369) de volgende woorden wijd drukken: „Die Möglichkeit und der Erfolg einer Befruchtung wird wesentlich

mitbestimmt von dem Verwandtschaftsgrad, in welchem die Geschlechtszellen zueinander stehen." En HERTWIG staat niet alleen op dit standpunt: FRUWIRTH zegt hierover: „Eine Bastardierung tritt um so leichter ein, je näher der Verwandtschaftsgrad der beiden elterlichen Pflanzen ist" (1914. p. 53), POLL meent, dat het tijdstip, waarop storingen in de ontwikkeling der voortplantingscellen bij de bastaarden optreden met den graad van verwantschap der beide ouders van die kruising verband houdt (1911) en ook BATESON gelooft, dat steriliteit van bastaarden wijst op een groot verschil tusschen beide ouders, al vermijdt hij zorgvuldig het woord verwantschap (1913. p. 241). Langs dien weg zou, indien deze uitspraken juist waren, een experimenteele methode gevonden kunnen worden, waarmee bewijzen te verkrijgen waren voor de al of niet bestaande verwantschap tusschen twee gegeven organismen. Maar is de mogelijkheid of onmogelijkheid van geslachtelijke vereeniging wel als zoodanig rechtsgeldig? In zeer grove lijnen eenigszins, dat moeten we toegeven, want de paring van twee dieren, die wij als „wolven" herkennen, geeft natuurlijk meer kans op succes, dan de paring van wolf en hyena, maar verder dan in zeer grove lijnen gaat het ook niet. Geen van beide verwantschapsbegrippen wordt er ook maar eenigszins nauwkeurig door getoetst: de genealogische verwantschap niet, want zoodra een differentiatie tusschen twee seksuele vormen, die we mannelijk en vrouwelijk noemen optreedt, is geslachtelijke paring onbruikbaar voor het constateeren van genealogische verwantschap. Kruising van twee mannelijke organismen is immers ten eenenmale uitgesloten, of dit nu twee zoogdieren of twee plusrassen van *Mucor* zijn en het ligt wel zeer voor de hand, dat twee broers sterker genealogisch verwant zijn, dan neef en nicht. Genotypische verwantschap laat zich op die manier evenmin bewijzen: indien we een bepaalde plant van *Verbascum phoeniceum* kruisen met een plant van *Verbascum thapsiforme*, dan krijgen we een overvloedig rijke hoeveelheid nakomelingen, maar diezelfde plant van *Verbascum phoeniceum* laat zich niet met haar eigen stuifmeel bevruchten, noch met dat van zeer bepaalde individuen derzelfde Linneeaansche soort, die genotypisch ongetwijfeld in hooge mate met haar overeenstemmen, maar alleen door zekere eigenaardigheden van het stuifmeel niet in staat zijn de andere plant te bevruchten. Het bevruchtingsproces wordt in dit geval in het geheel

niet „mitbestimmt" door de bestaande genotypische verwantschap, noch door de genealogische, maar enkel en alleen door bepaalde chemische processen, die tijdens den groei van de stuifmeelbuis door het stijfweefsel plaats hebben. HERTWIGS stelling strijdt dus met alle zelfonbevruchtbaarheid en de buitengewoon sterke verspreiding in planten- en dierenrijk van dit verschijnsel, maakt zijn positie in dit opzicht onhoudbaar en sluit de sexueele affiniteit als grondslag voor verwantschapsbepaling geheel uit.

Daarmee zijn echter de pogingen een experimenteele basis te leggen voor beschouwingen over verwantschap, lang niet uitgeput: er is nog een rijke voorraad onderzoekingen en proefnemingen van een waar experimenteel karakter, die het recht voor zich opeischen, verwantschap te kunnen aantonen: ik bedoel de serummethoden. De in de geneeskunde zoo uiterst belangrijke immunotherapie is gebaseerd op het door KRAUS ontdekte, door TSCHISTOWITSCH en BORDET bevestigde feit, dat ieder dier in staat is, tegen bepaalde in zijn bloed ingespoten eiwitten te reageeren door het vormen van zoogenaamde antilichamen, scheikundige stoffen, onder wier invloed de ingespoten eiwitten gecoaguleerd of afgebroken worden, waardoor ze in een voor het proefdier onschadelijke vorm overgaan. En die reactie is zeer specifiek; indien we bij konijnen een bepaalde hoeveelheid uit menschenbloed afkomstig eiwit inspuiten, dan worden in het konijnenbloed andere antilichamen gevormd, dan wanneer het konijn met kippeneiwit ingespoten was. Dit fundamenteele feit is van buitengewoon belang geworden voor de practische toepassing in twee richtingen: in die van de serumtherapie en in die van de gerechtelijke chemie ter herkenning van menschenbloed in bloedvlekken. Maar daarnaast is het in de eerste plaats door FRIEDENTHAL (1900) UHLENHUTH (1901, 1904) en toen vooral door NUTTALL (1904) gebruikt als uitgangspunt voor onderzoekingen en beschouwingen van meer theoretisch-wetenschappelijk karakter: het bleek namelijk, dat het met een vreemd dierlijk eiwit behandelde konijnerserum niet alleen reageerde op ditzelfde eiwit, maar ook op eiwit van dieren, welke systematisch als naverwanten beschouwd werden. Zoo is FRIEDENTHAL (1905) erin geslaagd, de aangenomen verwantschap tusschen menschen en apen, tusschen verschillende knaagdieren, tusschen mammoth en olifanten demonstratief te maken. En op zijn voetspoor zijn talrijke onderzoekers, zoölogen



en botanici verder gegaan; allerlei in de systematiek aangenomen „verwantschapsbetrekkingen” zijn langs dezen weg bevestigd of ook weleens ontkend. Want ook op plantaardige eiwitten wordt door konijnenserum gereageerd, onverschillig of deze van parasitische organismen als bacteriën afkomstig zijn, of verkregen werden door perssaphbereiding uit gist, truffels, zaden van hogere planten. Ik behoef U slechts te herinneren aan het werk door WERNER MAGNUS (1907, 1908), MEZ en zijn leerlingen LANGE en PREUSZ (1913, 1914), GOHLKE (1913), ZADE (1914), verricht en aan hun zeer enthousiaste aanvaarding van de gegevens door de eiwitdifferentiatiemethode verschaft, om aan te toonen, dat deze methode ook in de botanische verwantschapsstudie haar rol gespeeld heeft en nog speelt.

De oorspronkelijk met bloedeiwitten verkregen resultaten hebben als gevolg gehad, dat de eiwitmethode als indicator voor experimenteele bloedverwantschap in den meest letterlijken zin van het woord werd gebruikt en hieruit is een misverstand ontstaan, dat thans nog niet als misvatting erkend wordt. Het onderzoek sloeg in; de experimenteele bloedverwantschap was een succes, en ik kan geloof ik wel zeggen, dat er geen enkel onderzoeker met belangstelling voor algemeen-biologische problemen geweest is, die niet onder de bekoring kwam. Het was een nieuwe richting van wetenschappelijk werk, waarvan de toepassing eindeloos scheen; en in de eerste tijden werd aan een kritische beoordeeling niet gedacht, omdat de bereikte resultaten zoo treffend waren. En juist het feit, dat bloedverwantschap langs dezen weg aangetoond kon worden, is te dien opzichte noodlottig geweest. Er was geen waardeering, maar overschatting der waarde. Want wel is bloed in het dierenrijk een „ganz besonder Saft”, maar het is geen bergplaats van genotypische eigenschappen, slechts een deel van het dierenlichaam, van het soma, zooals zoovele andere weefsels en organen er belangrijke onderdeelen van zijn.

Immers geven we ons nauwkeurig rekenschap van wat die eiwitmethode aantoon, dan is het toch niet meer dan een overeenstemming in kleine bijzonderheden van den lichaamsbouw, zooals deze zich aan ons voordoet, van de scheikundige samenstelling van bepaalde lichaamsdeelen. Meer niet. En hoewel natuurlijk niet ontkend kan worden, dat deze overeenstemming het uitvloeisel kan zijn van echte genotypische verwantschap, is ze toch niet steeds omgekeerd

als bewijs daarvoor te beschouwen. De geheele eiwitmethode geeft ons wel een inzicht in de fijnere bouw en bijzonderheden van lichamelijke overeenstemming, maar voor genotypische verwantschap is ze evenmin als voor genealogische, totnutoe van bewijskracht geweest.

Indien we na deze negatieve gevolgtrekkingen moeten aangeven, hoe dan wel het experiment als bewijsbron voor verwantschapsbeschouwingen kan worden gebruikt, dan treedt reeds dadelijk het verschil tusschen beide omschrijvingen van de verwantschap te voorschijn. Genealogische verwantschap, overeenstemming in afstamming dus, laat zich slechts door stelselmatig kweken onder contrôle aantoonen; alleen regelmatige stamboekhouding en het administreeren van een nauwkeurig bijgehouden burgerlijke stand voor al wat levend organisme is, is hier de weg om kennis ten opzichte van die genealogische verwantschap te vergaren. Dan wordt ook terstond duidelijk, dat die genealogische verwantschap theoretisch wetenschappelijk zonder waarde is, maar practisch voor kweekerij en fokkerij van beteekenis kan zijn, vooral waar het betreft het fokken van groote huisdieren, wier bezit aan erfelijke eigenschappen niet zoo gemakkelijk langs directen weg te ontsluiëren valt. Het is hier, zoowel als in de geneeskunde, een noodzakelijk hulpmiddel, een hulpmiddel, dat ons voor de praktijk zeker wel nuttig zijn kan, mits goed uitgevoerd en mits het zich niet verhoovaardigt, de experimenteele onderzoekingen naar verwantschap te kunnen en te mogen vervangen. Want deze laatste moeten steeds de voornaamste plaats bekleeden.

En in de erfelijkheidsleer gaat het juist hierom: het benaderen van de genotypische verwantschap. We moeten trachten uit te maken, hoe groot de overeenstemming in genotype, dus in bezit aan erfelijke eigenschappen tusschen twee organismen is, en de eenige weg, die tot kennis te dien opzichte brengen kan, is analyse van de genotypische structuur dier organismen. Daarvoor is geen stamboekhouding voldoende, hoe nauwkeurig ook gehouden; daarvoor zijn in de eerste plaats stelselmatige kweekproeven een vereischte. Wil men een voorbeeld, dan denke men aan de in de erfelijkheidsonderzoekingen van de laatste jaren zoo klassiek geworden witte muizen; kweekt men alleen witte muizen en geen andere, dan zal, voorzoover we tenminste totnogtoe weten, ook

nooit iets anders dan witte muizen in ons bedrijf optreden en een gewone stamboekhouding zou ongetwijfeld al deze muizen voor genotypisch zeer naverwant, zoo niet identiek verklaren. Maar ze behoeven dit volstrekt niet te zijn. Want worden de witte muizen gepaard met grijze, dan blijken de nakomelingschappen van verschillende moeders en denzelfden homozygoten vader geheel verschillend te kunnen zijn en dus de erfelijke zuiverheid der witte moeders, die we hadden aangenomen, slechts een schijnbare fok-zuiverheid. We moeten dus een zeer groot aantal proefparingen doen, om de bestaande verschillen in erfelijken aanleg te onderkennen. Dat is de techniek, die in de erfelijkheidsleer gedurende de laatste jaren op den voorgrond gestaan heeft: kruisen en stamboomteelt en proefparingen.

Maar zal ons deze methode leiden kunnen tot het onomstootelijk vaststellen van genotypische verwantschap? Er schuilt in de totnogtoe gevolgde werkwijze een heel groot gevaar, dat tot uiting gekomen is in een verhandeling van GATES (1915), den *Oenothera*-onderzoeker, maar dat in bijna alle genetische of liever mendelistische. onderzoekingen onherkend aanwezig is. Zijn overwegingen grondend op de moderne methoden van factorenanalyse, alleen door stelselmatige kruisingen met individuen van andere en bekende genotypische constitutie stelt GATES deze uitspraak op: „In all sexually reproduced organisms it is not the similarities, but the differences between the ancestors, or between the offspring, that we remark upon as being inherited.” Dat is met den tegenwoordigen stand der techniek juist, maar geeft geen recht om te zeggen: „We may state that heredity consists in the perpetuation of the differences between related organisms. Inheritance is then the process by which these differences are perpetuated from generation to generation” (1915. p. 519—520).

Dat is een definitie ongeveer als wanneer we zeggen: „een boom is een gewelfd groen vlak”, waarbij alleen de bestanddeelen van dat groene vlak onderzocht worden, maar geen notitie genomen wordt van wat onder die groene blaren zit: takken en stam en wortels. En juist deze gemeenschappelijke onderbouw, die zich niet langs den tegenwoordigen weg laat bestudeeren, maakt het grootste deel uit van het complex van erfelijke eigenschappen, dat in dier of plant aanwezig is. De thans gebruikelijke methodiek bemoeit

zich alleen met de waarneembare verschillen tusschen individuen, die zich laten paren of met een derde individu gepaard kunnen worden, en beperkt daarmee op zeer willekeurige wijze het werkgebied der erfelijkheidsleer. En dit heeft tot noodzakelijk gevolg, dat we totnutoe verschillen in erfelijken aanleg tusschen twee dieren of planten alleen kunnen aantonen, indien we ze beide met een derde dier, dat a. h. w. als reagens dient, kunnen kruisen en indien we de nakomelingschap kunnen vergelijken. Wellicht zal zich echter binnenkort een belangrijke wijziging kenbaar maken in onze werkmethoden om zulke verschillen, die aan het uiterlijk van volwassen individuen niet waargenomen kunnen worden, toch aan te toonen zonder proefparingen: er zijn onderzoeken van MUDGE met witte ratten (1908) en van SCHULTZ (1919) met Himalayakonijnen, die erop wijzen, dat die tak van biologische wetenschap, die we ontwikkelingsmechanica noemen en die de wetten der individueele ontwikkeling tracht te ontdekken, ons daartoe krachtige middelen kan verstrekken, en dat haar invloed op de zuivere erfelijkheidsleer sterk zal groeien.

Voor de practijk is het constateeren van verschillen door proefparingen totnogtoe voldoende geweest; hier gaat het juist om die bij paringen blijkende verschillen tusschen twee individuen; op grond daarvan fokken we alleen met de gewenschte individuen. Vandaar dat het zuivere mendelisme voor den practischen fokker en kweeker van zoo ingrijpende beteekenis gebleken is; het is de scheikunde der levende wereld, die verschillen aantoonst in erfelijke structuur. Maar evenmin als de scheikunde in haar beginperiode zich bezighield met te onderzoeken, wat binnenin het molecuul en binnenin het atoom aanwezig is, evenmin houdt de erfelijkheidsleer zich totnutoe bezig, met onderzoeken naar dat gedeelte van de erfelijke structuur, waarin twee dieren of planten, of zelfs groote groepen van dieren of planten overeenstemmen. Alle gewervelde dieren zijn gemeenschappelijk gekenmerkt door een aantal punten van overeenkomst; maar de erfelijkheidsleer kan nog geen oplossing geven van de vraag, welke erfelijke eigenschappen daaraan ten grondslag liggen, omdat het nu eenmaal onmogelijk is, een gewerveld dier te kruisen met een ongewerveld. En toch moeten we eens die oplossing vinden; we mogen de erfelijkheidsleer niet willekeurig beperken tot de punten, waarin

organismen onderling verschillen, maar evengoed moeten we onderzoeken op grond waarvan individuen overeenkomen in erfelijke aanleg.

Immers daarin ligt de erfelijke verwantschap: in het totaalcomplex van erfelijke factoren, dat twee organismen gemeen hebben, of beter nog, dat twee voortplantingscellen gemeen hebben. Want waar we thans wel als vaststaande mogen aannemen, dat alle erfelijke eigenschappen door middel van de voortplantingscellen van ouders op kinderen worden overgebracht (nu daargelaten of de geheele voortplantingscel of een gedeelte daarvan deze eigenschappen bevat), daar mogen we ook spreken van erfelijke verwantschap tusschen die beide voortplantingscellen, uitgedrukt door hun totaalbezit aan erfelijke eigenschappen.

De weg, dien we hiervoor moeten opgaan is dus die van een uitvoeriger bestudeering der voortplantingscellen als zeer samengesteld fysisch-chemisch systeem, geliefkoosd onderzoeksvoorwerp van een geheele wetenschap, de cytologie. Die cytologie mits op chemischen leest geschoeid, kan ons iets leeren omtrent de genotypische verwantschap, welke tusschen twee cellen bestaat. Er zijn reeds belangrijke aanwijzingen gevonden ten opzichte van de nucleoproteïden, de merkwaardige eiwitachtige lichamen, die in de kernen der cellen, ook in die der voortplantingscellen gelegen zijn en die zeer specifiek kunnen zijn voor de onderzochte spermatozoën bijv.: zoo is gebleken aan MIESCHER (1897) en KOSSEL (1881) b.v. dat de kernen van spermacellen der verschillende vischsoorten: zalm, haring, makreel, steur e. a. steeds nucleoproteïden bevatten, die bindingen zijn van hetzelfde nucleïnezuur met telkens andere eiwitten, zgn. protaminen. In zalmsperma werd dit protamine dan salmin, in dat van de haring clupeïne, van de makreel scombrin, van de steur sturin gedoopt. Ongetwijfeld spelen die nucleoproteïden op een of andere wijze een rol als overdragers van erfelijke eigenschappen; conclusie: we kunnen wellicht door zulk zeer diepgaand chemisch onderzoek erin slagen, criteria voor genotypische verwantschap van voortplantingscellen te vinden.

De methoden, welke bij dit onderzoek toegepast moeten worden, kunnen ons door de mikrochemie worden aangegeven, maar waar deze voorloopig niet voldoende zullen zijn, zullen ook andere werkwijzen in aanmerking komen, b.v. het onderzoek naar de ver-

schillende wijzen van reactie, de vorming van verschillende antilichamen door konijnenbloed, na inspuiting van eiwitten uit voortplantingscellen. Daarmee keeren we terug tot een gebied van proefnemingen, die ik zooeven als onvoldoende kenschetste. De verwantschapsbepaling door de serummethode kan misschien geldigheid hebben, maar in zeer gewijzigden vorm, dan ze tegenwoordig meestal toegepast wordt: de reactie van konijnenbloed tegenover daarin gebrachte voortplantingscellen kan wellicht aanwijzingen geven voor overeenkomst in scheikundige structuur dier voortplantingscellen, dus voor erfelijke verwantschap. Maar alleen de reacties tegenover zulke voortplantingscellen en niet die tegenover willekeurige lichaamsvloeistoffen als bloed of lichamelijke complexen als plantenzaden hebben geldigheid als zoodanig; de bacteriologie kan hier aan de erfelijkheidsleer goede lessen geven. Sprak ik niet terecht van het bergspoor, waarlangs de biologische methodiek bezig is op te klimmen, nu we na een rondgang weer op dezelfde methodische hoogte komen, maar thans met kritischer blik de methode beschouwend?

Daarmee zijn we opnieuw den experimenteelen weg opgegaan, al is het exact-proefondervindelijke karakter van de serummethode nog niet geheel zeker; en in die experimenteële richting valt nog veel werk te verrichten. De afstand tusschen voortplantingscellen en volwassen individu is groot en de invloeden, waaraan het opgroeiende organisme is blootgesteld, overtalrijk; hier grenst weer het gebied der ontwikkelingsmechanica aan dat der erfelijkheidsleer en het onderzoek van de ontwikkeling der erfelijke factoren tot de uitwendig waarneembare kenmerken behoort tot haar terrein. Misschien dat de resultaten van dit onderzoek waarmee HAECKER kortgeleden (1918) begonnen is, later eveneens wegbereiders zullen worden voor de studie der genotypische verwantschap.

Iedere bespreking van een probleem moet noodzakelijkerwijze uit drie gedeelten bestaan: omschrijving, methodiek en doel van de beantwoording. De beide eerste deelen hebben we thans behandeld; het derde, doel der beantwoording rest ons nog. Dat is ontegenzeggelijk het moeilijkste en nog minst zekere gedeelte: wat voor nut heeft het constateeren van genotypische verwantschap? Welk uitzicht biedt haar beoordeeling? Van twee zijden laat zich dit punt belichten, van de zijde der zuivere en der toegepaste

erfelijkheidsleer. En van beide zijden moet het vraagstuk als van groote beteekenis beschouwd worden. Voor de zuivere wetenschap spreekt dit vrijwel vanzelf, omdat we door de oplossing ervan aan zoo talrijke andere problemen raken: de natuur van homozygotie, het ontstaan van groepen van genotypisch sterk verwante individuen, enz. En voor de toegepaste erfelijkheidsleer, de wetenschappelijke teelt, wel evenzeer, waar een twistpunt als dat van inteelt eigenlijk neerkomt op de vraag of versmelting van twee genotypisch identieke voortplantingscellen mogelijk is, en zoo ja, schadelijk of onschadelijk is voor het ontstaande individu. Op deze punten van toekomst wensch ik echter thans niet verder in te gaan; ik had me als doel gesteld te laten zien, hoe een nauwkeurig ontleden van een enkel probleem ons een wetenschap in haar vollen omvang kan doen tasten en hoe zulk een probleem soms dwingt, de wetenschap, door welke het opgelost moet worden, in haar grondslagen en haar methoden volkomen te beheerschen, hier en daar zelfs te hervormen. Door een kritische beschouwing van de haar toegewezen problemen, zal de erfelijkheidsleer steeds meer kunnen worden, wat ze zijn moet: een naar exactheid strevende wetenschap.

Want ik wensch volkomen te onderschrijven de woorden van den te vroeg gestorven LEO ERRERA: „Tout le progrès dans les sciences a été une lente conquête de la loi sur le caprice. Le domaine de la vie n'échappe pas à cette règle; y introduire des notions arbitraires de principes particuliers et différents des lois ordinaires de la matière, c'est donc en retarder le progrès.”

#### LITTERATUUR.

- BATESON, W., 1913. Problems of genetics. (New Haven. Yale Univ. Press, 1913).
- BEYERINCK, M. W., 1917. De enzymtheorie van de erfelijkheid (Versl. gew. Verg. Kon. Ak. Wet. Amst. Afd. Wis- en Natuurskunde. XXV, 2e gedeelte. p. 1231—1245).
- FRIEDENTHAL, H., 1900. Ueber einen experimentellen Nachweis von Blutverwandtschaft. (Archiv f. Anatomie und Physiologie. Jahrgang 1900. p. 494—508).
- FRIEDENTHAL, H., 1905. Idem (Ibidem 1905).
- FRUWIRTH, C., 1914. Handbuch der landwirtschaftl. Pflanzenzüchtung. I, Allgemeine Züchtungslehre. Vierte Auflage. (Berlin, P. Parey, 1914).

- GATES, R. R., 1915. Heredity and mutation as cellphenomena (American Journal of Botany. II, p. 519—528).
- GOHLKE, K., 1913. Die Brauchbarkeit der Serumdiagnostik für den Nachweis zweifelhafter Verwandtschaftsverhältnisse im Pflanzenreiche (Stuttgart-Berlin. F. Grub. 1913).
- HAECKER, V., 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. (Phaenogenetik). Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre (Jena, G. Fischer, 1918).
- HERTWIG, O., 1912. Allgemeine Biologie. Vierte Auflage (Jena, G. Fischer, 1912).
- KOSSEL, A., 1881. Untersuchungen über die Nucleine und ihre Spaltungsprodukte (Strassburg, 1881).
- LANGE, L., 1913. Serodiagnostische Untersuchungen innerhalb der Pflanzengruppe der Ranales. (Diss. Königsberg).
- MAGNUS, W. und H. FRIEDENTHAL, 1906. Ein experimenteller Nachweis natürlicher Verwandtschaft bei Pflanzen. (Berichte deutsch. bot. Gesellsch. XXIV, p. 601—607).
- MAGNUS, W. und H. FRIEDENTHAL, 1907. Ueber die Spezifizität der Verwandtschaftsreaktion der Pflanzen. (Ber. deutsch. bot. Gesellsch. XXV, p. 242—247).
- MAGNUS, W., 1908. Weitere Ergebnisse der Serum-Diagnostik für die theoretische und angewandte Botanik (Ber. deutsch. bot. Gesellsch. XXVIa, p. 532—539).
- MEZ, C. und L. LANGE, 1914. Uittreksel uit Lange, 1913 (Beitr. Biol. Pflanzen. XII, p. 218—222).
- MEZ, C. und A. PREUSZ, 1914. Uittreksel uit Preusz, 1914 (Beitr. Biol. Pflanzen. XII, p. 347—349).
- MIESCHER, H., 1897. Histochemische und physiologische Arbeiten (Leipzig, 1897).
- MUDGE, G. P., 1908. On some features in the hereditary transmission of the albino-character and the black piebald coat in rats. (Proc. Royal Soc. London. B. LXXX, p. 388—399).
- NUTTALL, G. H. F., 1904. Bloodimmunity and bloodrelationship (Cambridge Univ. Press. 1904).
- POLL, H., 1911. Mischlingskunde, Aehnlichkeitsforschung und Verwandtschaftslehre (Archiv f. Rassen- und Gesellsch. Biologie. VIII, p. 417—437).
- PREUSZ, A., 1914. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Parietales (Diss. Königsberg, 1914).
- RAUTHER, M., 1912. Ueber den Begriff der Verwandtschaft. Kritische und historische Betrachtungen. (Zoölog. Jahrbücher. Supplement 15. Dritter Band. Spengel-Festschrift. p. 69—134).
- Genetica II.



- SACHS, J., 1875. Geschichte der Botanik vom 16 Jahrhundert bis 1860 (München, R. Oldenbourg, 1875).
- SCHULTZ, W., 1919. Versteckte Erbfactoren der Albinos für Färbung beim Russenkaninchen im Soma dargestellt und rein somatisch zur Wirkung gebracht (Zschr. ind. Abst. u. Vererb. Lehre. XX, p. 27—40).
- SIRKS, M. J., 1915. Altes und neues über Bestäubung und Befruchtung der höheren Pflanzen. (Naturwiss. Wochenschr. N. F. XIV, p. 729—740).
- UHLENHUTH, J., 1901. Eine Methode zur Unterscheidung der verschiedenen Blutarten im besonderen zum differentialdiagnostischen Nachweise des Menschenblutes (Deutsche medicin. Wochenschrift. XXVII, p. 82—83, 260—261, 499—501).
- UHLENHUTH, J., 1904. Ein neuer Beweis für die Verwandtschaft zwischen Menschen- und Affengeschlecht (Archiv f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie. I, p. 682—688).
- ZADE, A., 1914. Serologische Studien an Leguminosen und Gramineen (Zschr. f. Pflanzenzüchtung. II, p. 101—151).

(Ingezonden 15 December 1919).

## HET PERCENTAGE DER VERWANTEN- HUWELIJKEN

door A. M. BENDERS.

Zij, die zich met den invloed van het consanguine huwelijk op het nageslacht hebben bezig gehouden, hebben het als een groot bezwaar gevoeld, dat niet bekend was welk percentage van het totaal der huwelijken verwanten-huwelijken zijn. Men was op schattingen aangewezen en deze varieeren tusschen 10/0 en 30/0.

Om aan dit bezwaar tegemoet te komen, heb ik de geneeskundige staten van het Provinciaal Ziekenhuis nabij Santpoort nagegaan en, voor de bewerking van het materiaal van zijne inrichting, de hulp ingeroepen van den Geneesheer-Directeur van het Israëlitische gesticht „Het Apeldoornsche Bosch”, welke hulp mij welwillend is verleend.

Bij de opneming van patienten in krankzinnigengestichten wordt overlegging gevraagd van een staat, in te vullen door den geneesheer, die den zieke vóór de opneming behandelde. Onder de vragen, in dien staat gesteld, komt ook die naar bloedverwantschap der ouders voor.

Van de ruim 13000 staten, die ik in onze inrichting ter beschikking had, vielen al terstond 4700 af, omdat aanvankelijk de vraag niet op den staat voorkwam. Van de overblijvende was een groot deel niet bruikbaar, omdat de vraag of niet of met een streepje of met „onbekend” was beantwoord.

Was uit een huwelijk meer dan één kind opgenomen, dan werd slechts één gerekend, ook herhaalde opneming van eenzelfden lijder werd slechts éénmaal in rekening gebracht.

Als resultaat van het tijdroovende werk bleven dan ook slechts 4715 huwelijken over, over welke positieve gegevens in den zin van bevestiging of ontkenning werden verstrekt. In de uitkomsten,

daaruit verkregen, is geen nauwkeurige afspiegeling te zien van de werkelijke verhoudingen in de maatschappij, ik zal echter hieronder nog waarschijnlijk maken, dat mijne uitkomsten maximale waarden voorstellen en, als zij tot maatstaf voor vergelijking worden gebruikt, den invloed der bloedverwantschap tenminste niet hooger doen schijnen dan hij in werkelijkheid is.

De 4715 huwelijken omvatten:

3376 Huwelijken tusschen *Hervormden* (alle nuances bijeengenomen). Van deze huwelijken waren 74 tusschen verwanten of bijna 2.2 %.

1073 Huwelijken tusschen *Katholieken*. Van deze huwelijken waren 12 tusschen verwanten of 1.1 %.

Zelf beschikte ik over 236 huwelijken tusschen Nederlandsch-Israëlieten (waarvan 21 tusschen verwanten) en over 30 huwelijken tusschen Portugeesch-Israëlieten (waarvan 6 tusschen verwanten).

Het aantal huwelijken, waarover in „Het Apeldoornsche Bosch” positieve gegevens voorhanden waren, bedroeg voor de Nederlandsch-Israëlieten 612 (waarvan 51 tusschen verwanten) en voor de Portugeesch-Israëlieten 33 (waarvan 10 tusschen verwanten).

Van het totaal der *Nederlandsch-Israëlitische* huwelijken was dus het percentage der verwanten-huwelijken bijna 8.5, van het totaal der *Portugeesch-Israëlitische* huwelijken 25.4, van het totaal der *Israëlitische* bijna 9.66.

Het aantal Portugeesch-Israëlitische huwelijken is te klein om aan het cijfer 25.4 veel waarde te kunnen hechten, wij mogen echter wel met gerustheid aannemen, dat het percentage der verwanten-huwelijken bij de betreffende groep tusschen 20 en 30 is gelegen.

Op grond van bovenstaande uitkomsten kunnen wij nu een eenigermate betrouwbare berekening maken voor de bevolking van ons land.

Als we het aantal huwelijken der verschillende bevolkingsgroepen evenredig stellen aan de sterkte dier groepen, dan krijgen we ongeveer de volgende verhouding: 30 huwelijken tusschen Hervormden: 20 tusschen Katholieken: 1 tusschen Israëlieten.

Bij deze gegevens bedraagt het percentage der verwanten-huwelijken voor de geheele bevolking van ons land 1.9 %.

Nu is dit cijfer waarschijnlijk wat te hoog en wel om twee redenen.

10. Van de vele huwelijken, waarover een bepaald antwoord op de vraag niet was gegeven, mag met groote waarschijnlijkheid een gedeelte als niet-verwant worden beschouwd. Het antwoord was bij dit gedeelte of opengelaten of in den vorm van een streepje gegeven, wat, blijkens de antwoorden op de overige vragen, klaarblijkelijk ontkenning beteekende. Daar ik dit echter niet met zekerheid mocht aannemen, heb ik de betreffende staten bij de berekening niet laten gelden.

20. Verondersteld mag worden, dat — in overeenstemming met wat voor de endogene organische zenuwziekten geldt — bloedverwantschap tusschen de ouders van lijders aan endogene geestesziekten in hooger verhouding voorkomt dan tusschen de ouders van geestelijk gezonden.

De getallen, waarop de berekening voor de geheele bevolking steunde, zijn dientengevolge als iets te hoog te beschouwen en dus ook de uitkomst (1.9%).

Wanneer wij dus, bij het nagaan van den invloed der bloedverwantschap, als maatstaf van vergelijking 2% aannemen, kunnen wij er wel op vertrouwen, dat de uitkomst den invloed der consanguiniteit niet te hoog weergeeft.

Van de 113 in het materiaal van het Provinciaal Ziekenhuis gevonden verwanten-huwelijken waren 63 huwelijken tusschen neef en nicht, 22 tusschen achterneef en achternicht, 4 tusschen oom en nicht. Voor de overige huwelijken was de familiebetrekking niet nader vermeld.

*(Ingezonden 14 November 1919).*

## BOEKBESPREKING.

DUERDEN, J. E. 1918., Absence of Xenia in Ostrich eggs.  
(Journal of Heredity, October 1918. p. 243—244. 2 figuren.)

HOLDEFLEISS en WALTHER hebben bij hoenders, ARMIN VON TSCHERMAK bij kanaries en vinken verschijnselen beschreven, die, naar hun meening, te wijten zijn aan invloed van den vader op de ei-schaal van de moeder.

DUERDEN heeft nu Zuid-Afrikaansche struisvogels (*Struthio australis*) gekruist met Noord-Afrikaansche (*S. camelus*). *S. australis* heeft groote poriën in de eischaal, *S. camelus* zeer kleine, zoodat de eieren van de eerste zeer duidelijk grof gestippeld zijn, die der laatste bijna glad. Ook in andere opzichten verschillen de eieren zoo zéér, dat het nooit eenige moeite kost te bepalen tot welke Jordanon een ei behoort.

Ongeveer 200 eieren werden van reciproke kruisingen verkregen en in *geen enkel* geval, was er eenige de minste invloed van den vader te bespeuren.

De  $F_1$  dieren zijn in de meeste kenmerken intermediair tusschen de beide ouders, de kale plek op den kop van *S. camelus*, die bij *S. australis* ontbreekt, domineert echter. De eieren, door de  $F_1$  dieren gelegd, naderen in grootte en vorm het meest, zelfs bijna geheel, tot die van *S. australis*, de poriën zijn echter intermediair in aantal en diepte. Reciproke bastaarden vertoonen in deze opzichten geen verschillen.

De auteur besluit:

„It can therefore be regarded as established that so far as concerns the egg of the ostrich there is no evidence whatever of the „phenomenon of Xenia.”

Lotsy.

DÜRKEN, B., 1919. Einführung in die Experimentalzoölogie.  
(Berlin, J. SPRINGER 1919. 466 pp. 224 fig.)

Sedert het experiment in alle hoeken der zoölogie is doorgedrongen en niet alleen meer de physioloog, maar ook de anatoom en morpholoog vraagt naar de oorzakelijke grond van de aan de oppervlakte door hem waargenomen verschijnselen, is een belangrijke hoeveelheid materiaal verzameld, deels van groote waarde, deels ook van slechts schijnbaar-experimenteele natuur en daardoor van veel minder beteekenis voor oplossing van causaliteitsvraagstukken. Dat materiaal leidt ons tot gevolgtrekkingen, die van min of meer principieel belang kunnen zijn, mits het onbevangen beoordeeld wordt en mits in zijn volledigheid beschouwd. De in den loop van een veertigtal jaren experimenteel bijeengebrachte feiten zijn meer dan eens in samenvattende overzichten en boeken verwerkt, soms met betrekking tot een bepaald onderdeel der zoölogie, een enkele maal ook van het geheel een algemeene beschouwing. Als nieuwste werk op dit gebied staat thans het bovengenoemde boek van DÜRKEN ter onzer beschikking; de schrijver tracht daarin een bestaande leemte in onze litteratuur aan te vullen, door een niet te omvangrijk en toch zoo volledig mogelijke uiteenzetting te geven van wat door experimenteele methoden in de zoölogie al bereikt is. Tenminste dat zou de keuze van de titel ons doen vermoeden. Maar inderdaad bevat het boek slechts twee gedeelten van wat eigenlijk experimenteele zoölogie is, al zijn het dan ook twee heel belangrijke deelen: als experimenteele ontogenie en experimenteele phylogenie zou ik ze willen kenmerken. In zijn afkeer van alles, wat naar een mechanistische verklaring van levensverschijnselen lijkt, vindt schr. de zoo gangbare term ontwikkelingsmechanica voor het eerste deel van zijn boek ongewenscht; bovendien zou deze benaming maar een deel van het werk karakteriseeren, zoodat hij een meer neutrale term kiest: experimenteele zoölogie, maar vergeet dan dat daarin ook experimenteele physiologie zou moeten gegeven worden. Overigens is dit een kleinigheid, als we maar in het oog houden, dat het boek uitsluitend ontogenie en phylogenie in het licht van het experiment behandelt.

Dus valt het boek in twee deelen uiteen: het eerste dat de ontwikkeling van het individu bespreekt, bevat natuurlijk minder dingen,

die voor erfelijkheids- en afstammingsleer van belang zijn, dan het tweede, waarin het verband tusschen de individuen wordt behandeld. Toch zijn er ook in dit eerste deel wel onderwerpen, die nauw met genetica samenhangen; het geheele stuk over de inwendige factoren der ontogenetische ontwikkeling bijv. en wel in het bijzonder de daarin natuurlijk weer tot uiting komende oude strijd tusschen praeformatie en epigenesis. Zijn in de bevruchte eicel alle latere wettelijk zich gedragende differentiatie-processen vooruit bepaald of hebben de tijdens de embryonale ontwikkeling ontstaande onderlinge verhoudingen tusschen de cellen en weefsels een richtende stem in het kapittel? Het is de oude strijd, die nog steeds heerscht, en het verwondert ons niet, dat DÜRKEN, die mij geestverwant van OSCAR HERTWIG schijnt te zijn, sterk tegen praeformatie-ideeën gekant is, en dan ook aan de zuiver inhaerente factoren van de bevruchte eicel een relatief kleine beteekenis toeschrijft. Hij stelt in het begin van zijn behandeling der inwendige factoren (p. 81) eenige vragen op:

10. In welke deelen der eicel hebben we de inwendige factoren te zoeken?

20. Zijn in de bevruchte eicel reeds alle inwendige factoren aanwezig of treden in den loop der ontwikkeling nog nieuwe op?

30. Welke factoren zijn reeds in het ei voorhanden, welke treden later nieuw op, of m. a. w. wat brengen de ab origine aanwezige factoren tot stand en wat de laterkomende?

Die vragen beantwoordt hij in een sterk epigenetisch getinte beschouwing zoo, dat hij niet alleen de kern, maar ook het cytoplasma van het ei als drager van inwendige factoren beschouwt, vervolgens ook inwendige factoren aanneemt, die na het stadium van de bevruchte eicel optreden, de accessorische, en die komen niet uit de lucht vallen, maar „auch für diese müssen wir, soweit wir von äusseren Entwicklungsfactoren absehen können, bereits gegebene Ursachen annehmen.” Is dat dan niet gepraeformeerd? DÜRKEN maakt op mij sterk den indruk van uit epigenetische school te zijn, daardoor een ingeprente afkeer te hebben van de „erbungsgleiche Teilung”, de kerndeelingen, waarbij beide dochterkernen niet gelijk worden in bezit aan erfelijke eigenschappen, en toch in zijn hart de praeformatisten gelijk te moeten geven; hij tracht hieraan te ontkomen, door het aannemen der accessorische factoren,

maar het lukt hem niet. Dat die ingeprente afkeer sterk is, bewijst wel een uitlating later op een geheel andere plaats in het boek (p. 322): „dass gerade bei der Bildung der Geschlechtszellen eine erbungleiche Teilung unter besonderen Umständen vorkommen kann, während nach WEISMANN's Ansicht gerade in der sogenannten Keimbahn erbgleiche Teilung herrschen solle." Alsof WEISMANN de beteekenis der reductiedeeling niet begrepen zou hebben! Zoo heeft dit cardinale punt, waarom het heele eerste deel van het boek draait, daaraan een eenigszins halfslachtig karakter gegeven. Wat niet wegneemt, dat het een dankbare samenvatting is van tal van nieuwe ontdekte feiten en een goede bespreking van daaruit te trekken conclusies.

Het tweede deel van het werk, dat de beteekenis van het experiment in de phylogenie uiteenzet, behandelt natuurlijk zeer uitvoerig het mendelisme, dan het verband tusschen geslachtsbepaling en erfelijkheid en de veranderlijkheid van het idioplasma. In de inleiding hiertoe blijkt DÜRKEN nogal streng chromosomen-vereeder te zijn, zoo streng zelfs, dat hij de woorden chromosomen en genen met elkaar verwart (p. 322): „Wir werden sehen, dass bei der Gametenbildung noch aus einem anderen Grunde eine Ungleichheit der Tochterkerne eintreten kann, nämlich dann, wenn die Zahl der anzunehmenden Gene in den Spermatozyten und Oözyten eine unpaare ist". En hiermee doelt hij op het X-chromosoom (p. 328)!

Komt het er echter op aan de eventueele veranderlijkheid van het idioplasma, d. w. z. de erfelijkheid van verworven eigenschappen kritisch te bespreken, dan laat hij zijn chromosomen-genen-identificatie grootendeels varen; de epigenetische opvattingen in het eerste deel te berde gebracht komen weer op den voorgrond en dwingen hem, alweer in de lijn van OSCAR HERTWIG, tot uitspraken als deze: „Damit fällt schon das ganze spekulative Hypothesengebäude WEISMANN's in sich zusammen" (p. 351), niet bedenkend, dat zijn epigenetische beschouwingen minstens even speculatief zijn; die opvattingen dwingen hem ook, waarde te hechten en zelfs bewijskracht toe te kennen aan het verhaaltje van LECHE: „Das Warzenschwein (*Phacochoerus*) besitzt an den Handgelenken dicke, stark verhornte Schwielen; diese Stellen entbehren jeglicher Haarbildung. Nach LECHE stehen diese Schwielen in kausalem Zusammenhang mit der Fortbewegungsart des Tieres beim Aesen: es



rutscht auf den Handgelenken. Obwohl beim Embryo eine solche funktionelle Inanspruchnahme völlig ausgeschlossen ist, fehlen bei ihm auf den entsprechenden Stellen des Handgelenkes nicht nur alle Haaranlagen, sonder die Oberhaut ist dort auch von vornherein stark verdickt. Der von LECHE gezogene Schluss ist naheliegende die Karpalschwielen sind erblich gewordene Erwerbungen". (p. 399). Als dat bewijskracht had... Het geloof aan veranderlijkheid van het idioplasma tengevolge van uitwendige omstandigheden maakt het ons zoo gemakkelijk; we kunnen met een beetje goede wil *alles* verklaren. Maar in een modern kritisch boek over *experimenteele* zoölogie hooren zulke fabeltjes toch waarlijk niet thuis.

Zoo is het werk van DÜRKEN lang niet onberispelijk, maar het bevat toch veel goeds. Daarom is het zeker de moeite waard, er kennis van te nemen, maar men zij voorzichtig.

SIRKS.

EICHWALD, E. und A. FODOR, 1919. Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie. (Berlin, J. SPRINGER, 1919. 510 pp.)

De steeds sterker wordende toenadering tusschen de anorganische natuurwetenschappen en de biologie doet zich op het gebied der genetica wel heel duidelijk gevoelen; zoodra we dat gebied iets verder omgrenzen, dan het eigenlijke nauwbeperkte formule-mendelisme, komen onderzoekers bij de behandeling van genetische problemen in aanraking met vraagstukken van wiskunde, physiologische en physische chemie, enz. en er zijn er zeker niet weinigen onder ons, die dan in zulke ontmoetingen, gevoelen hoe broodnoodig voor den bioloog en dus ook voor den geneticus, een eenigszins diepere kennis en helder begrip van verschillende deelen dier anorganische vakken is. Daaraan hapert het dikwijls en we moeten dan onzen toevlucht nemen tot min of meer beknopte, ook weleens min of meer onbegrijpelijke boeken, door specialisten in die anorganische wetenschappen geschreven en heel goed bedoeld juist voor medici en biologen. Maar al te vaak misschen die anorganische specialiteiten den kijk op de moeilijkheden, die een onderzoeker van het „leven" heeft met wat voor hem vanzelf spreekt.

Daarom is het boek van EICHWALD en FODOR van ganscher harte welkom, het geeft ons in begrijpelijken vorm uiteenzettingen van

moeilijke problemen. Beide schrijvers zijn of waren assistent van ABDERHALDEN in Halle, beide dus fysiologisch doorkneed. Ieder heeft zijn eigen gedeelten aan het boek bijgedragen:

EICHWALD geeft een overzicht van de methoden der biologie (chemische, fysische, mathematische, fysisch-chemische: atomistische en thermodynamische en de beteekenis van fysisch-chemische „modellen”), dan een inleiding over de mathematische grondslagen (functietheorie en analytische meetkunde, differentiaal en integraalrekening); vervolgens bespreekt FODOR in een hoofdstuk over den toestand der materie: gasvormige en vloeibare, kristalvormige en vaste en disperse toestanden, verdunde oplossingen, grensvlakverschijnselen, kolloïdale systemen; EICHWALD behandelt daarna atoomtheorie en structuurleer (chemische elementen en atomen, structuurfleer, eigenschappen van stoffen, afhankelijk van den bouw van het molecuul), dan weer FODOR de kinetika der chemische reacties (reacties in homogene stelsels, in heterogene systemen en ferment-processen), en tenslotte EICHWALD de energieleer (eerste en tweede warmte-wet, toepassingen der thermodynamica, electrochemie en photochemie).

Men ziet, het is een vrijwel volledig overzicht van alles, waarmee de bioloog te maken krijgt, en we mogen ontegenzeggelijk de schrijvers dankbaar zijn voor de begrijpelijk gehouden behandeling van de voor veel biologen zoo moeilijk verwerkbare stof.

SIRKS.

EMBODY, G. C., 1918. Artificial hybrids between pike and pickerel. (Journal of Heredity, October 1918. p. 253—256 met 2 platen met 9 figuren.)

Zij die de snoek (*Esox lucius*) van Cayuga Lake, New-York, bestudeerd hebben, hebben soms exemplaren gevonden, die, tenminste in één kenmerk, (schubben op het operculum) tusschen deze en *Esox reticulatus* instonden. De vraag is toen geopperd of wij hier met een mutatie of wel met bastaarden tusschen beide Linneonten te doen hebben. De auteur kon allereerst vaststellen dat beide Linneonten ongeveer tegelijkertijd en op dezelfde plaatsen kuit schieten en bastaardeering in de natuur dus zeer wel mogelijk is. Hij kruiste nu een vrouwelijke *Esox reticulatus* met een mannelijken *lucius* en kreeg eieren, die ten getale van  $\pm 70\%$  tot ontwikkeling

kwamen. De zoo verkregen bastaarden bleken overeen te stemmen met de intermediaire vormen in de natuur aangetroffen; deze zijn dus wel zoo goed als zeker bastaarden en geen mutanten.

Lotsy.

GOTSCHLICH, 1919. Ueber Werden und Vergehen der Infektionskrankheiten. (Deutsche med. Wochenschrift 1919, n<sup>o</sup>. 22.)

De vraagstelling naar het ontstaan van een infectie komt neer op het algemeen biologisch probleem van het ontstaan van parasitisme. Het antwoord luidt: parasieten ontstaan in de phylogenese uit vrij levende, verwante soorten.

In zijn zeer belangwekkend artikel, dat moeilijk verkort is weer te geven, voert de Schrijver een aantal feiten aan, waarop zijne opvatting steunt en die niet alleen uit bacteriologisch, maar ook uit algemeen biologisch oogpunt van het grootste gewicht zijn.

De ongemeene variabiliteitsmogelijkheid van de bacteriën, de mogelijkheid om haar tijdelijk bepaalde levensuitingen te verhinderen en daarna die uitingen weer te voorschijn te doen treden, zijn dingen, wier beteekenis ver buiten de bacteriënwereld uitgaat.

BENDERS.

GUYER, M. F. and SMITH, E. A. 1918. Studies on cytolytins. I. Some prenatal effects on lens antibodies. (The journal of exp. Zoölogy XXVI; p. 65—82).

Op scherpzinnige wijze gebruik makend van de bekende onderzoekingen omtrent verkregen immuniteit, hebben GUYER en SMITH zich afgevraagd, of het niet mogelijk zou zijn den groeienden kiem door antilichamen aan te tasten en wel zoodanig, dat een bepaalde ontwikkelingsgang verhinderd werd.

Een enkel resultaat van deze proeven wordt reeds medegedeeld:

Ooglenzen van konijnen, in physiologische keukenzoutoplossing fijngewreven, werden in de buikholte van hoenders gebracht en eenige weken later het serum dezer laatste dieren in de oorvena van een zwanger konijn gespoten, welke inspuiting eenige keeren werd herhaald. Naast verscheidene normale jongen werden er na deze behandeling andere gevonden, die een verweeking van de ooglenzen vertoonden op een leeftijd, wanneer de lens normaal reeds geheel vezelig van bouw behoort te zijn.

Ditzelfde werd later door GUYER in overeenkomstige proeven bij muizen waargenomen. Opmerkelijk is, dat in geen der gevallen de lenzen van het moederdier, dat met immuun-serum behandeld was, waren aangetast. Men moet echter niet vergeten, dat de volwassen lens, in tegenstelling met de foetale, zeer slecht met bloed verzorgd wordt en reeds uit vezels bestaat, zoodat ze minder toegankelijk voor antistoffen kan zijn. Vermoedelijk zijn *cytolysinen* voor lensweefsel door de *placenta* in het foetale organisme gedrongen.

Door deze proeven is een onderzoek ingeleid, dat veel belovend voor de erfelijkheidsleer kan zijn. Het vermogen zeer bepaalde modificaties in den kiem te verwekken, is door toepassing der *cytolysinen* geschapen. Het is wellicht niet ondenkbaar, dat ook voor het vraagstuk der overerving van modificaties hier eenige beloften liggen, wanneer het namelijk niet te stout is de mogelijkheid te veronderstellen, dat voor de speciale elementen van het volwassen organisme, die voor een bepaald serum toegankelijk zijn, in de kiemcellen corresponderende stoffelijke deelen aanwezig zijn, die ook door hetzelfde serum worden aangetast.

M. A. v. HERWERDEN.

HAGEDOORN, A. L. en A. C. HAGEDOORN—VORSTHEUVEL LA BRAND, 1919. Het overgeërfd moment bij bacterieele ziekten. (Nederl. Tijdschr. voor Geneesk. LXIII p. 179—182, 1919, 2e helft.)

Schr. beginnen er aan te herinneren dat bij verschillende bacterieele ziekten waarschijnlijk meer factoren meespelen dan alleen de bacteriën. Met name bij tbc. gelooven velen aan een noodzakelijke voorbeschiktheid die erfelijk zou zijn. Er zijn gevallen waarin naverwante rassen en soorten verschillen in vatbaarheid voor infectieziekten. Zoo hebben schr. zelf geconstateerd dat de bruine rioolrat, *Mus norvegicus*, vatbaar is voor paratyphus, de huisrat, *Mus rattus*, daarentegen onvatbaar. Een onderzoek naar de erfelijkheid hierbij leed schipbreuk op de onmogelijkheid om deze 2 rattensoorten te kruisen. Zij waren in dit opzicht echter gelukkiger met 2 muizensoorten, en wisten daarmede het eerste geval aan te toonen van overerving van een factor welke het verschil veroorzaakt tusschen onvatbaarheid en voorbeschiktheid voor een micro-organisme. Zij

waren bezig met een onderzoek naar de overerving van 't gewicht, en kruisten tot dit doel een soort Japansch muisje met een soort groote witte muizen. Zodoende waren ze in 't bezit gekomen van een groote verzameling (te zamen ongeveer 700 kooien met duizenden muizen)  $F_1$ - en  $F_2$ -dieren, terwijl ook terugparingen van bastaarden met witte en met Japansche muizen hadden plaats gehad.

Daar breekt begin 1919 een epidemie uit onder de bevolking, waarschijnlijk door een massale besmetting, want alle Jap. muizen, ongeveer 60, stierven. De oorzaak was waarschijnlijk een *Staphylococcus*, die uit het hartebloed van 5 verschillende dieren kon worden geïsoleerd. Merkwaardig was het echter dat witte muizen, die met Japansche in één kooi woonden, gezond bleven; er bestond dus een duidelijk verschil in vatbaarheid. En hierbij bleek nu een factor in 't spel te zijn die volgens MENDEL overerfde; niet onwaarschijnlijk hadden de witte muizen een factor meer dan de Japansche, die hen beschutte tegen de ziekte. De bastaarden stierven niet; de onvatbaarheid bleek dus dominant. Van de  $F_2$ -generatie, 31 nesten met 125 individuen, bleven er 91 in 't leven en stierven er 34. Volgens MENDEL zou men verwacht hebben een verhouding 93.75 : 31.25. Terugparing van bastaarden met Jap. muizen zou volgens MENDEL 50% vatbare moeten geven. Van de 57 dieren, aldus ontstaan, stierven er 32, terwijl men theoretisch 28.5 zou hebben verwacht. Terugparing van bastaarden met witte muizen zou alleen onvatbare dieren moeten geven. Van de 51 dieren, aldus ontstaan, stierf er slechts één.

Bij het begin van de telling hadden deze onderzoekers niet in 't minst verwacht zulke cijfers te vinden, dat zij gedwongen zouden worden het onderscheid toe te schrijven aan één enkelen overgeërfd factor; zij hadden ingewikkelder verhoudingen verwacht. Misschien is de kans klein dat er meer zulke eenvoudige gevallen worden gevonden. Toch zou 't wellicht de moeite loonen om wat meer in deze richting te zoeken, b. v. bij tuberculose, waarbij, behalve besmetting, wellicht eveneens een overgeërfd moment aanwezig is.

S. L. SCHOUTEN.

HARAUCOURT, EDMOND., 1917. Daâh, de Oermensch, uit het Fransch vertaald en met een inleiding voorzien door HERMAN VAN DEN BERGH en MARTIN PERMYS. (Wereldbibliotheek 1917. In het origineel verschenen in 1914.)

Dit boekje is een phantasie, niets meer en niets minder. Het interessante van het geval is, dat een litterator hier de menschwording niet door variatie, maar door kruising tracht te verklaren en een beeld ontwerpt van wat na zoodanige kruising in de „horde” zou kunnen geschieden. Deze voorstelling van een litterator omtrent het ontstaan van den mensch is minstens even waarschijnlijk als die der meeste biologen.

LOTSY.

HOUWINK, R. HZN., 1919. Erfelijkheid. Populaire beschouwingen omtrent het tegenwoordige standpunt der erfelijkheid, verzameld uit theorie en praktijk. (Assen, 1919, Stoomdrukkerij Floralia. 62 pp. 5 pl. 13 schema's).

Uit en voor de praktijk van de kippenfokkerij, ziedaar oorsprong en doel van dit boekje. Het is een zeer populaire uiteenzetting van enkele grondbeginselen der erfelijkheidsleer en der bevruchtingsverschijnselen met toepassing dier kennis op rasverbetering van onze hoenderrassen. Dat doodsimpele van het boekje heeft zijn goede zijde; de eenvoudige praktijkman zal het misschien beter kunnen verwerken dan meer wetenschappelijk gehouden boekjes, maar juist om dit eenvoudige karakter wat behandeling aangaat, had de schrijver m. i. nog beter gedaan met woorden als phaenotype, reductie-deeling, modificaties te vermijden; het standpunt van dengene, die spreekt voor den eenvoudigen man kan zeker in deze voor velen zoo moeilijke stof, niet gemakkelijk laag genoeg gekozen worden. Overigens zal het boekje, dat vrijwel vrij is van belangrijke fouten, zijn weg wel vinden.

SIRKS.

KAJANUS, B., 1919, Genetische Studien über die Blüten von *Papaver somniferum* L. (Arkiv for Botanik XV 18. 87 pp. 3 pl.).

Soorten van het geslacht *Papaver* vormen ontegenzeggelijk in vele opzichten dankbaar materiaal voor kruisingen en erfelijkheidsproefnemingen; het is dan ook wel verwonderlijk, dat, afgezien van enkele kortere mededeelingen van DE VRIES, HURST en FRUWIRTH, eerst thans een eenigszins uitvoeriger verhandeling over kruisingen tusschen *Papaver somniferum*-variëteiten gepubliceerd wordt. KAJANUS geeft hierin nog pas voorloopige resultaten van kruisingen, waarbij in het bijzonder de verhouding tusschen enkele en dubbele bloemen, gaafrandige en gefranjede kroonbladeren, violette, roode en witte bloemen, met of zonder basale vlekken, groengestreepte kroonbladeren en kroonbladeren zonder die streping, misvormde en normale bloemen, onderzocht worden.

Met eenige goeden wil laten zich KAJANUS' resultaten wel in een of ander Mendelschema onderbrengen, maar hij slaagt daarin toch alleen door in verschillende richting werkzame gewone factoren en homomere factoren en ook Hemmingsfactoren aan te nemen. Zoo zouden bijv. twee homomere genen bestaan, die ieder op zichzelf en samen enkelvoudige bloemen zouden veroorzaken; bij beider afwezigheid zijn de bloemen dubbel. Drie homomere factoren zouden ieder voor zich een bepaald franjetype der kroonbladeren te voorschijn roepen; ontbreken ze alle drie dan zijn de bloemen gaafrandig. Maar daarnaast kan de bloem ook gaafrandig zijn, als de franjefactoren wel aanwezig zijn; dan moet echter de hulp van een „Hemmingsfactor” ingeroepen worden om de splitsingsverschijnselen te verklaren. Ten opzichte van de bloemkleur neemt KAJANUS genen aan voor kleur en voor verspreiding der kleur; van kleurfactoren twee groepen: rood en violet, ieder van beide beschikend over een grondfactor en een aantal versterkingsfactoren. Violette factoren maken de bloem boven en beneden violet; roode factoren boven rood, beneden wit; hun samenwerking geeft bloemen boven rood, beneden violet, hun ontbreken bloemen wit. De verspreidingsfactoren voor de kleur bepalen de verhouding tusschen zoom en basale vlek; er schijnen meer genen dan één in het spel te zijn. Ook de nuanceering der bloemkleur wordt door verspreidingsfac-

toren beïnvloed. Bovendien heeft KAJANUS het bestaan van eigenaardige factoren kunnen waarschijnlijk maken: een voor groene streping in de bloemen en een andere voor witte streping; bloemmisvorming, vorming van epiphyllie wratten op de kroonbladeren, vergroeiing der kelkbladeren en polycarpie hangen alle ieder van afzonderlijke genen af.

KAJANUS' werk is als eerste orienteerend onderzoek van de erfelijkheidsverschijnselen bij *Papaver somniferum* zeker verdienstelijk, maar het blijft te wenschen, dat nadere studies hierin volkomen licht zullen brengen. Echter is *Papaver* een object, dat technisch wel moeilijkheden met zich brengt door de buitengewone teerheid der kiemplantjes en het slechte aanslaan der verspeende en uitgeplante jonge plantjes, waarmee de onderzoeker terdege heeft rekening te houden.

SIRKS.

KAMMERER, P., 1919. Vererbung erzwungener Formveränderungen. I Mitt. Die Brunftschwiele des Aiytes-Männchen aus „Wassereiern.“ (Arch. f. Entwicklungsmechanik. XLV. p. 323—370. 2 pl. 1919).

MAC BRIDE. E. W., 1919. The inheritance of acquired characters. (Nature. CIII. p. 225. May 22. 1919.)

BATESON, W., 1919. Dr. KAMMERER'S testimony to the inheritance of acquired characters. (Nature CIII. p. 344—345. July 3. 1919).

De hardnekkigheid, waarmee KAMMERER blijft vasthouden aan de rechtsgeldigheid van zijn proefnemingen, die de erfelijkheid van verworven eigenschappen moeten bewijzen, is te bewonderen; publicatie na publicatie verschijnt en stuit altijd weer op ernstigen tegenstand of nog erger op taai scepticisme. Een heele reeks verhandelingen over allerlei onderzoekingen moet zijn standpunt niet alleen aannemelijk maken, maar volgens KAMMERER ook de volstrekte juistheid daarvan bewijzen.

Nu zijn totnogtoe de resultaten door hem bereikt, nooit zóó geweest, of een niet-tevoren overtuigde kon er altijd wel een speld tusschen krijgen; terwijl hij zelf uit zijn proefnemingen steeds weer

Genetica II. 5



„positieve” gegevens verkreeg, was de positieve natuur dezer argumenten voor tal van anderen twijfelachtig; andere verklaringen bleven mogelijk en waren zelfs in vele gevallen meer aannemelijk dan de door KAMMERER voorgestane verklaringswijze. Zoo zijn ook zijn kweekproeven met *Alytes obstetricans* nooit algemeen als doorslaand bewijs erkend; totnogtoe waren ze tē onvolledig en daardoor niet bewijzend. In het kortgeleden verschenen bovenvermeld artikel vermeldt K. nu het verder verloop van deze proeven hetwelk hierop neerkomt:

De pad *Alytes obstetricans* leeft en paart normaal op het land, in verband waarmee het mannetje de eiersnoeren om de achterpooten wikkelt en deze tot de geboorte der jongen meedraagt. Daarmee hangt óók samen het feit, dat de mannetjes, in tegenstelling met de overige europeesche kikkersoorten, aan de duim geen paringswrat bezitten. Laat men echter op de dieren gedurende de paringsdagen temperatuursverhooging inwerken, dan kan het gebeuren, dat de dieren hun paringswijze zoodanig veranderen, dat deze als bij de andere *Anura* verloopt: ze gaan in het water en laten de eieren daarin liggen. Deze veranderde paringsmodus gaat vergezeld van het optreden van anatomische afwijkingen bij het mannetje: aan de duim wordt een paringswrat, een eeltachtige verdikking, gevormd, die bij de paring in het water dienst doet. Heeft nu de toepassing der temperatuursverhooging bij een mannetje succes gehad, dan kunnen de kinderen daarvan, die KAMMERER  $F_1$ -generatie noemt, ook zonder dat op hen temperatuursverhooging wordt uitgeoefend, de waterparing kiezen boven de landparing en als mannetjes een paringswrat vertoonen. Zelfs gaat de invloed der verhoogde temperatuur door tot in de zesde generatie; werd op één paar *Alytes*-dieren op het juiste moment temperatuursverhooging angewend, dan bleven de  $F_1$  tot de  $F_6$ -generatie zonder herhaling dier temperatuurswijziging in het water paren en een paringswrat toonen. Vraag: is dit een doorslaand bewijs voor de erfelijkheid van verworven eigenschappen?

Het zal met deze onderzoekingen van KAMMERER wel weer gaan als bij de vorige: overtuigden vinden er een schitterend bewijs voor hun meening in; niet overtuigden blijven twijfelachtige punten en hiaten in het onderzoek zien, die voor hen de eigenlijke kwestie onopgelost laten. Zoo MAC BRIDE in zijn aankondiging in *Nature*,

die zéér enthousiast en daarom onvoorzichtig is, zoo ook BATESON, die sceptisch is en blijft, ondanks dit artikel.

We hebben in de door KAMMERER met *Alytes* verkregen resultaten 2 dingen: verandering van paringswijze en verandering van duim anatomie der mannetjes. Volgens KAMMERER is het eerste primair en het tweede secundair. Dat is ongetwijfeld juist: het optreden der paringswrat is het gevolg van de paring in het water en dus een modificatie tengevolge van gewijzigde uitwendige omstandigheden. En toch laat KAMMERER deze wijziging een belangrijke rol in zijn artikel spelen, vermoedelijk wel omdat deze gemakkelijk gedemonstreerd zou kunnen worden. Maar dan moet het toch, en daarin heeft BATESON groot gelijk, op een andere wijze gebeuren, dan het door KAMMERER geschiedt; de illustraties zijn volmaakt onvoldoende, en bewijsmateriaal, dat toch waarlijk, als K. zijn proeven op voldoende groote schaal verricht heeft, wel in één enkel individu gemist kan worden, is door hem nooit aan anderen getoond of gezonden. Wel schijnen nu in het museum van PRZIBRAM te Weenen, *Alytes*-mannetjes met paringswratten aanwezig te zijn.

Hoe dit zij, de aanwezigheid van die paringswratten bij  $F_6$ -mannetjes is zonder bewijskracht, want ze is uitsluitend het gevolg van paring in het water en dus van secundaire beteekenis. Maar de primaire verandering, hoe staat het daarmee? Doordat deze is een verandering in levensgewoonte, is ze moeilijk te demonstreeren maar ook weinig voor nader onderzoek toegankelijk. En daarover een oordeel uit te spreken is niet goed mogelijk, wanneer niet een zéér nauwkeurige kennis van de paringsgewoonten dezer merkwaardige uitzondering onder de *Anura* tot onze beschikking staat. Een studie daarvan en een herhaling van KAMMERERS proeven in andere streken van Europa ware zeker dringend gewenscht. Intuschen schaar ik me liever aan de zijde der sceptici, dan aan die der lichtgeloovige enthousiasten.

SIRKS.

KUTTNER, OLGA, 1909. Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. (Inaugural-Dissertation. Freiburg 1909; Internationale Revue d. gesamten Hydrobiologie. Bd. II, 1909).

BANTA, A M., 1918. Sex and sex-intergrades in Cladocera. (Proceedings of the national acad. of science. U. S. A. Vol. IV 1918. p. 373).

Onderzoekingen van den jongsten tijd hebben de overtuiging gevestigd, dat de begrippen mannelijkheid en vrouwelijkheid elkaar niet uitsluiten, doch dat elk geslacht tevens de drager is van factoren, die de andere sekse bepalen. Dat men zelfs naar willekeur verschuivingen van mannelijken en vrouwelijke aanleg kan verkrijgen, hebben de kruisingsproeven van RICHARD GOLDSCHMIDT bij *Lymantria* bewezen, waar in te voorspellen verhouding bij kruising van de mot *Lymantria dispar* met *L. japonica* „intersexes” werden gekweekt, die alle mogelijke overgangen van vrouwelijke tot mannelijke kenmerken vertoonden. Aldus werden reeksen van motten verkregen, beginnend met een volkomen wijfje, eindigend met een volkomen mannelijk individu. Wijfjes met mannelijke vleugelteekening en kleur, andere tevens met mannelijke antennen, andere met mannelijke instincten, weer andere bovendien met overgangen van vrouwelijk tot mannelijk geslachtsorgaan — vormden de leden van deze reeks. GOLDSCHMIDT heeft een quantitatieve waarde aan de factoren mannelijkheid en vrouwelijkheid toegekend en getracht door een spel van evenwichten en overwichten de waargenomen verschijnselen te verklaren. In zijn laatste publicatie (Journal of exp. zoology vol. 22, 1917, bldz. 593) neemt hij de reddende hand, die de physiologische scheikunde den beoefenaar der erfelijkheidsleer toesteekt, dankbaar aan en vervangt zijn potentiebegrip door een stoffelijke „andrase” en „gynase”, enzymen van onbekenden aard, die door een zekere verhouding hunner werkzaamheid den graad van mannelijkheid of vrouwelijkheid zouden bepalen.

Met geringe wijziging is dit dezelfde opvatting, waartoe in het jaar 1908 WOLTERECK door zijn onderzoek omtrent de cyclische voortplanting bij Cladoceren werd geleid, waar in den tijd van overgang van parthenogenetische tot geslachtelijk voortplanting het labiele evenwicht tusschen mannelijken en vrouwelijken aanleg verschuivingen langs kunstmatigen weg bleek toe te laten.

Hoezeer WOLTERECK's inzicht juist is geweest, is later gebleken toen ook bij Cladoceren reeksen van „intersexes” zijn ontdekt volkomen vergelijkbaar met die welke GOLDSCHMIDT bij *Lymantria*-kruisingen kunstmatig heeft opgewekt. Op het belangrijke van dit feit wordt door GOLDSCHMIDT in zijn laatste publicatie met nadruk gewezen. Hij vermeldt dat BANTA in *Simocephalus*-culturen alle mogelijke overgangen heeft gevonden van wijfjes tot mannetjes en ziet verwachting uit naar BANTA's verder onderzoek. Ondertusschen heeft deze laatste nieuwe mededeelingen gedaan omtrent reeksen van intersexes („sex intergrades”) in culturen van *Daphnia longispina*. BANTA noemt zichzelf de ontdekker van dit merkwaardige verschijnsel bij Cladoceren. Bij de vrij beperkte literatuur over erfelijkheid bij Crustaceëen is het onbegrijpelijk, dat de onderzoekingen van OLGA KUTTNER in WEISMANN's laboratorium den Amerikaan onbekend zijn gebleven. Legt men de publicatie uit het jaar 1909 van KUTTNER naast die van BANTA in 1918, dan vindt men een volkomen overeenkomstige beschrijving van erfelijke sexueele overgangen bij *Daphnia pulex* met duidelijke afbeeldingen begeleid, de typische „sex-intergrades” van BANTA of intersexes van GOLDSCHMIDT, alleen met dit verschil, dat de Duitsche schrijfster nog den naam *pseudohermaphroditisme* voor deze overgangsvormen gebruikt.

Ook aan GOLDSCHMIDT is vermoedelijk het onderzoek van OLGA KUTTNER, dat zulk een fraaie bevestiging van WOLTERECK's opvatting bracht, ontgaan. Tenminste de tijden zijn er niet naar den vreemdeling boven den landgenoot een onnoodige prioriteit toe te kennen.

M. A. v. HERWERDEN.

---

MAC LEOD, J., 1919. The quantitative method in biology. (Manchester, 1919, University press. 228 pp. 27 fig.).

Sedert den opbloeï van het mendelisme en van de experimenteele methodiek, waarmee het mendelisme werkt, is tusschen deze modernistische richting en de oude waarnemingsmethoden der systematiek, een diepe kloof ontstaan. De mendelist pur sang negeert alles, wat systematische studie in de natuur betreft, werkt in de diepte en concentreert zich geheel op een bepaald probleem; de systematicus houdt zich voornamelijk bezig met beschrijving van

uit de natuur afkomstige voorwerpen, werkt in de breedte en stelt vooral prijs op zoo uitgebreid mogelijke vormenkennis. Of, zooals MAC LEOD het zegt: „De meerderheid der modern-geschoolde biologen nemen een paar takken uit een zeer groot bosch, onderzoeken die zeer uitvoerig, maar weten niets van de boomen, waarvan die takken afkomstig zijn; ze hebben geen begrip van de uitgebreidheid van het bosch, al denken ze van wel. De systematici wandelen in en doorkruisen het bosch in zijn geheel, maar weten niets van de takken der boomen.”

Die tegenstelling tusschen „moderne” genetica en „ouderwetsche” systematiek dreigt gevaarlijk te worden, noodlottig voor het voortbestaan der biologische wetenschap. De methodiek der systematiek houdt geen rekening met de principieele resultaten der genetica, de experimenteel-geneticus bemoeit zich liefst alleen met een enkel individu in zijn proeftuin, maar bekommert zich niet om wat er buiten het hek van dien proeftuin in de natuur te zien en te vinden is. Van beide kanten moet dit anders worden; de systematiek moet haar methoden wijzigen en aanpassen aan de eischen der exactwerkende genetica; de geschoolde genetici moeten zich op studie der veelvormigheid in de natuur gaan toeleggen. Dát is de tendenz van MAC LEODS werk, dat hij helaas niet meer zelf heeft zien verschijnen en die tendenz is m. i. juist en gerechtvaardigd.

MAC LEOD begint met op te merken, dat iedere „soort” een chemischen grondslag heeft; ieder uiterlijk, dat waargenomen kan worden is het produkt van reacties der chemische grondstoffen tegenover levensomstandigheden. Het uiterlijk der soort is zoo het gevolg van twee verschillende processen: plasticiteit en complexiteit. Plasticiteit, de veranderingen tengevolge van groeivoorwaarden; complexiteit het soms ingewikkelde samenstel van ondersoorten, variëteiten, rassen en reine Liniën, die samen een „soort” vormen. Door kwantitatief onderzoek moeten primordia („simple properties (so-called elementary characters), which it is impossible to decompose into more properties”) ontdekt worden en met behulp dier primordia kunnen dan veel nauwkeuriger soortsdiaagnosen opgesteld worden, dan totnogtoe bestaan en kan de vaagheid van het „meer of minder”, die op het oogenblik in systematische beschrijvingen hoogtij viert, verdwijnen. Niet alleen de erfelijkheidsleer, ook de systematiek moet zooveel mogelijk mathematisch gefundeerd worden.

Al zou ik natuurlijk niet alle uitspraken, door MAC LEOD in dit boek gegeven, willen onderschrijven, ik geloof, dat de kern van het werk gezond is; men vindt er talrijke korte en scherpomschreven stellingen in, die èn voor den geneticus èn voor den systematicus niet anders dan heilzaam kunnen zijn. Het boek kome in beider handen en zal dan zeker nut stichten.

SIRKS.

NAEF, A., 1919. Idealistische Morphologie und Phylogenetik (zur Methodik der systematischen Morphologie) (Jena, 1919. G. FISCHER 77 pp. 4 Fig. im Text.)

De systematicus, die zich niet met het catalogiseeren der verschillende vormen, waaronder het leven zich aan ons oog vertoont, wil tevreden stellen maar die een natuurlijk d. w. z. genetisch systeem wil opstellen komt daarbij voor vele en groote moeilijkheden te staan

Referent spreekt uit ervaring; in zijn „Vorträge ueber Botanische Stammesgeschichte” heeft hij getracht een phylogenetisch systeem van het plantenrijk te ontwerpen en is daarbij tot de teleurstellende conclusie moeten komen dat zoo'n systeem volkomen subjectief is, d. w. z. dat de evolutie wel zoo zou kunnen hebben plaats gevonden, maar even goed op andere wijze. Het kost natuurlijk eenige zelfoverwinning dit te erkennen, doch hij wiens streven weten is, troost zich dan met de waarheid dat ook het vinden van hoe men er *niet* komt tot den vooruitgang der wetenschap bijdraagt.

Nu blijft echter, bij onze nog zoo uiterst geringe kennis der evolutie, zoodanig inzicht tenslotte ook subjectief; anderen kunnen van mijne Stammesgeschichte zeggen: „wij zijn het met den auteur eens, dat z i j n systeem subjectief is, maar dit ligt aan hemzelf, aan een onvolgende kennis zijner objecten, aan verkeerde methode, aan onjuiste gevolgtrekkingen, uit niet juist gewaardeerde feiten, in één woord, dat LOTSY geen natuurlijk systeem kon opstellen, bewijst niet, dat het opstellen van een genetisch systeem onmogelijk is”. Inderdaad achten dan ook nog velen het zeer wel mogelijk een goed gefundeerd genetisch systeem te ontwerpen, hoe zeer zij ook de daaraan verbonden moeilijkheden inzien en zich bewust blijven van het onvolkomene van hun arbeid, die hen tot voortdurende wijziging van hun systemen, bij toename hunner kennis, dwingt.

Als voorbeelden van zulke overtuigden kunnen wij op zoölogisch gebied HAECKEL, op botanisch gebied HALLIER noemen die, beiden met groote vormenkennis gewapend, onvermoeid voortgaan met zoeken naar het juiste phylogenetische systeem en men-mag, in het algemeen, nog wel zeggen dat de systematici het zoeken naar een natuurlijk systeem niet opgegeven hebben en zich gefroisseerd voelen als men het waagt te zeggen, dat een volkomen kunstmatig systeem zooals b.v. het Linné'sche sexueel-systeem de voorkeur verdient omdat het gemakkelijk is en niets anders beweert te zijn dan wat het inderdaad is: een overzichtelijke groepeerings der planten en diervormen. Tot de systematici die nog vast gelooven in de mogelijkheid om, op grond van vergelijking, een natuurlijk systeem op te stellen behoort de auteur van het hier te bespreken boekje, dat ik uitkoos omdat het de redenen waarop die overtuiging steunt uitvoerig uiteenzet. Ik zal slechts enkele hoofdpunten kunnen bespreken, maar wil niet nalaten de lectuur van het origineel ten zeerste aan te bevelen.

Dadelijk zal den lezer opvallen dat de auteur zegt (p. 45:)

„Es giebt keine . . . Möglichkeit den Artbegriff zu begründen, vor allem „keine morphologische“” en hij komt — onafhankelijk van mij — tot de conclusie, die ik eenigen tijd geleden getrokken heb, dat er in de natuur geen soorten, maar syngameonten of paringsgemeenschappen van individuen bestaan. Woordelijk zegt hij:

„In der Natur sind uns zunächst Individuen . . . gegeben, die in allen Graden ähnlich oder verschieden sind. Unter ihnen gehören aber natürlich Gruppen von meist besonders ähnlichen derart zusammen, dass sie eine *Fortpflanzungsgemeinschaft* bilden, d. h. dass sie teils als leibliche Vorfahren und Nachkommen teils als Gatten miteinander in Verbindung stehen können. Eine solche Fortpflanzungsgemeinschaft . . . heisst eine Art. Es giebt keine andere Möglichkeit diesen Begriff zu begründen.”

Na deze uiteenzetting, zou men verwachten, dat de auteur als basis zijner beschouwingen het „zunächst gegebene” d. w. z. de individuen zou kiezen en zeer nauwkeurige beschrijvingen of diagnoses van deze zou ontwerpen. Hij geeft toe, dat deze soort van systematiek „dadurch, dass sie aufs engste an den beobachteten Tatsachen hängt,” zekere voordeelen heeft, maar verwerpt ze toch,

omdat hij niet in het individu de eigenlijke basis der systematiek ziet, maar in het type. Dat is inderdaad wel de min of meer bewuste opvatting van alle systematici, getuige het aloude zoeken naar het beau-idéal de l'espèce en daarom zou het kunnen verwonderen, dat NAEF die het morphologische soortsbegrip verwerpt, het typen-begrip accepteert.

Toch is een typen-begrip wel zonder morphologisch soortsbegrip mogelijk.

Bij zijn uitleg wat hij onder een type verstaat, gaat de auteur van GOETHE's bekende beschouwingen uit.

GOETHE gevoelde voor eene wetenschappelijke vergelijking der diervormen behoefte aan een constant „tertium comparationis” en vond dit in zijn „Idee des Typus” want — zegt GOETHE — „Da man nun auf solche Weise (nl. zonder het type) alle Tiere mit jedem und jedes Tier mit allen vergleichen müsste, so sieht man die Unmöglichkeit ein, je auf diesem Wege eine Vereinigung zu finden Daartoe geeft GOETHE eene methode aan, die begint met de volmaaktste dieren — de werveldieren — en door welker toepassing „vielleicht in der Folge die uebrigen Klassen näher erkannt werden können.” In zijn „Vorschlag zu einem osteologischen Typus” tracht GOETHE nu allereerst zoo'n type voor het skelet der viervoeters op te stellen.

Men ziet, met afstamming heeft dit denkbeeld voorloopig niets te maken (al verbond reeds GOETHE er eenige vage afstammingsgedachten aan); het streven was slechts eene vaste basis voor vergelijking te vinden, eene systematische of — zooals NAEF deze wel juist noemt — een idealistische morphologie te grondvesten.

Het type is dus, zegt NAEF: „eine bloss gedachte Form, die Idee eines Naturwesens; im Kreise religiöser Vorstellungen würde man mit AGASSIZ von „Schöpfergedanken Gottes” sprechen”.

Inderdaad komt het mij voor, dat dergelijk zoeken naar de Idee reeds bij PLATO voorhanden, of naar een bouwplan — want dat is tenslotte het type — niet vrij is van het denkbeeld van een Schepper der levende wezens die volgens een bepaald bouwplan werkt, van welke opvatting trouwens het soortsbegrip allermint vrij is.

Op dat bouwplan nu zijn variaties mogelijk, die men zich vooreerst ook nog niet genetisch behoeft voor te stellen. NAEF heeft volkomen



gelijk met te zeggen, dat de systematische morphologie altijd en lang vóór DARWIN met het typenidee heeft gewerkt en dat de phylogenetische systematiek begonnen is met de resultaten der systematische morphologie te „vertalen.”

Hiervan geeft hij op p. 35 een aardig voorbeeld; hij zegt: „Auch die — wenig abgeklärten — Grundbegriffe der alten Morphologie wurden von HAECKEL einfach in die neue Sprache uebersetzt, die dem Wesen nach eine genealogische war. Dabei wurde dann:

aus Systematik	Phylogenetik
„ Formverwandschaft	Blutsverwandschaft
„ Metamorphose	Stammesentwicklung
„ systematische Stufenreihen	Ahnenreihen
„ Typus	Stammform
„ typischen Zuständen	ursprüngliche
„ atypischen	abgeänderte
„ niederen Tieren	primitive
„ atypischer Aehnlichkeit	Konvergent
„ Ableitung Abstammung	usw. usw.

Dat is wel juist; een goed denkbeeld van het verschil en de overeenkomst tusschen deze twee „talen” geeft ons eene beschouwing van wat GOETHE en velen na hem en vóór DARWIN onder metamorphose verstonen.

Het type-idee, het bouwplan-idee, bracht het denkbeeld van mogelijke wijziging — modificatie — daarvan met zich en die modificaties zouden wij dan zien in de verschillende werkelijk optredende vormen of individuen. Het lag tevens voor de hand dat deze verschillende „varieteiten” van het bouwplan, niet allen direct uit het bouwplan zelf behoefden te zijn afgeleid, maar dat de eene vorm in den andere zou kunnen overgaan, en „dieses Uebergehen nannte man Metamorphose in Analogie zu den Vorgängen der individuellen Entwicklung.” Dat klinkt voor *ons* genetisch, was het toch echter oorspronkelijk niet, doch „ein ideeller d. h. mit der Annahme realer Abhängigkeiten zunächst nicht verknüpfter (Vorgang) und wir nennen diese Art von Betrachtung der organischen Formenmannigfaltigkeit daher heute: idealistische Morphologie.”

Men begrijpt, dat deze metamorphose-opvatting gemakkelijk tot eene genetische kan worden, waarbij het Type van „Urform” of „Urbild” tot „stamvorm” wordt en dat daardoor de natuurphilo-

sophische beschouwingen van GOETHE en zijn tijdgenooten tot genetische kunnen worden.

Vandaar dat er ook geen tegenspraak is tusschen NAEF's erkenning, dat zijn denkbeelden „der Naturphilosophie nachgebildet erscheinen und, dem Kerne nach, die Auffassung derselben wieder spiegeln" en zijn poging om een natuurlijk d. w. z. genetisch systeem op te stellen.

Natuurlijk gaat dit, bij het type-idee alleen dan, als men — minstens voor iedere groep — een monophyletischen oorsprong aanneemt, want alleen dan geeft het bouwplan de (transmutabele) basis. Ononderbroken ontwikkeling is daarom een vereischte en deze zoowel als een monophyletische oorsprong neemt NAEF dan ook aan.

Natuurlijk is zijn kennis grooter dan die van GOETHE op dit gebied en weet hij zeer wel, dat in laatste instantie de evolutie niet op de individuen, maar op de kiemcellen berust, omdat deze de individuen vormen en niet de individuen de kiemcellen.

Hij maakt dit nog eens bijzonder duidelijk door er aan te herinneren, dat de hoogere dieren, na verwijdering der kiemcelreserven (testes en ovaria) deze niet vermogen te regenereren, ja dat daartoe zelfs die dieren niet in staat zijn, die zesmaal of meer afgesneden en toch veel gecompliceerder gebouwde ledematen kunnen herstellen.

Dat de scheiding tusschen Keimbahnen en Soma bijplanten niet zóó scherp, ja wellicht zelfs in het geheel niet voorhanden is, zij hier slechts gememoreerd.

Voor hem die in een monophyletischen oorsprong der organismen gelooft, is dus ononderbroken ontwikkeling van het kiemplasma een vereischte.

NAEF vergelijkt op de gebruikelijke wijze, de kiembanen met een onderaardschen blijvenden wortelstok en de individuen als ephemeere aan het licht tredende zijspruiten van deze en zegt dan p. 42.

„der unterirdische Wurzelstock, mit dem wir die Keimbahn-entwicklung verglichen haben, verändert sich, wie die *Deszendenzlehre* folgern muss, im Verlaufe grosser Zeiträume selber. Denn wir sind nach der *Abstammungslehre* gezwungen, anzunehmen, dass die Schosse, die aus dem weiter wachsenden Wurzelstock immer wieder Austreiben, im Laufe der Generationen langsam, aber unaufhaltsam ihre Beschaffenheit ändern:

Die individuen, welche heute aus derselben ununterbrochenen Keimbahnentwicklung hervorgehen, sind nicht mehr denen gleich, welche sie einstmals gebildet hat, und später erzeugte werden wohl nicht mehr sein, was die heutigen sind."

Op die wijze kan men zich werkelijk de geleidelijke omvorming van het kiemplasma en van het door dit bepaalde bouwplan denken. Hier echter schuilt een principiële fout: de door mij gecursiveerde plaatsen in bovenstaande aanhaling zijn in geenen deele feiten, maar veronderstellingen.

Voor zoover wij hier iets van weten — door de experimenteele methode, die NAEF ten eenenmale negeert — verandert het kiemplasma niet zichzelf, maar slechts tengevolge van kruising en is de ontwikkeling van het kiemplasma herhaaldelijk door zulke kruisingen onderbroken. Daaruit volgt natuurlijk nog niet, dat deze kruisingen het „bouwplan" aantasten, hun gevolg kan van minder diepgaanden aard zijn en slechts de door NAEF gewenschte wijzigingen aanbrengen, maar de veronderstelling, dat dit zoo zijn *moet*, omdat de kiemplasma ontwikkeling ononderbroken is, stort in één doordat wij integendeel weten, dat deze door kruising *voortdurend* onderbroken wordt, want de gegeven voorstelling verwaarloost het algemeen bekende feit, dat bij iedere generatie *twee* kiemplasmata samenkomen, nl. die van vader en moeder en wij weten, dat deze wel nooit volkomen aan elkaar gelijk zijn, dat dus iedere geslachtelijke vereeniging feitelijk een kruising is.

De principiele fout van NAEF en van verreweg de meeste systematici, onverschillig of zij van individuen, van soorten of van typen uitgaan is de bij hen bestaande meening dat *vergelijking* ons iets omtrent het genotype kan leeren, terwijl zelfs de meest minitieuze *vergelijking* ons niets anders dan kenmerken van het phaenotype kan leeren kennen. Vandaar, dat zij — hoewel de principiële beteekenis van het kiemplasma wel kennend — toch altijd meenen de Stammesgeschiedte door Ahnenreihen te kunnen voorstellen. Ook NAEF drukt dit p. 42 aldus uit:

„Trotzdem wir damit also nicht den eigentlichen Kern der Geschichte treffen, kann eine wirkliche Ahnenreihe uns die Stammesentwicklung darstellen, wenn wir nämlich jeden einzelnen solchen Ahnen als die Folge des Zustandes auffassen auf dem die Keimbahnentwicklung in dem Moment seiner

Erzeugung angekommen war. Die Ahnenreihe wird dadurch zu einer Art Symbol der Stammesgeschichte”.

Dit is juist, mits men er slechts aan toevoegt: een zéér bedriegelijk symbool, omdat het phaenotype geenszins het genotype behoeft te weerspiegelen.

Juist daarom is doordringen in het evolutieprobleem door morphologische vergelijking onmogelijk; dat is de principiele fout van NAEF en van allen die met hem in die mogelijkheid gelooven. Evolutie in het verleden zal steeds phantasie blijven, die der toekomst kan slechts het experiment onthullen.

Lotsy.

NESS, H., 1918. Hybrids of the live Oak (*Quercus virginiana*) and Overcup Oak (*Q. lyrata*) (Journal of Heredity, October 1918. p. 263—268 met 3 platen.)

Deze twee Linneonten zijn zeer verschillend en kunnen toch zeer gemakkelijk worden gekruist.

In 1909 kruiste de auteur *Q. virginiana* ♀ × *Q. lyrata* ♂ en verkreeg daarvan 3 boomen, die in 1917 ongeveer 16 voet hoog waren en ongeveer 12.5 c.m. stamomvang 1 voet boven den grond hadden.

Drie bastaarden, op dezelfde wijze in 1910 verkregen, groeiden eveneens uitstekend, maakten zelfs gedurende het vorige, zeer ongunstige, seizoen nog loten van 3 of meer voet.

Al deze bastaarden waren onderling zoo zéér aan elkaar gelijk, als zaailingen van een zuivere soort maar zijn konden. In vele opzichten domineert *Q. lyrata*, in andere — bv. in den vorm der vruchten — *Q. virginiana*, terwijl andere kenmerken bv. de grootte der vruchten intermediair zijn.

Van deze F<sub>1</sub> bastaarden zijn reeds zaden verkregen, die gekiemd hebben. Zij zijn echter niet aan zelfbestuiving te danken, maar aan toevallige bestuiving, waarschijnlijk door *Q. nigra* misschien ook door *Q. minor*. In ieder geval blijkt hieruit, dat de bastaard tusschen *Q. virginiana* en *Q. lyrata* met pollen van andere Linneonten nakomelingen kan vormen.

Zeer terecht zegt dan ook de auteur:

„It is a fact, long known to botanists, that the systematic arrangement of several species of our American Oaks presents difficulties and doubts, because of variations that seem to confuse the characters of some of the neighbouring species. It is also well known that several natural hybrids occur among the oaks — the number of which would certainly be greatly increased, if their characters merged less with those of one or the other of the parent species.”

De door den auteur verkregen bastaard, schijnt in het wild niet zeldzaam te zijn, SARGENT heeft den bastaard *Q. lyrata virginiana* van Mississippi, Louisiana, Alabama en Texas beschreven en noemt deze *Q. complonae*.

Lotsy.

PEARL, RAYMOND, 1916. On the Differential Effect of Certain Calcium Salts upon the Rates of Growth of the two Sexes of the Domestic Fowl. (Science, Vol. XLIV, n°. 1141 p. 687—688. Nov. 10, 1916.)

Terwijl dagelijksche giften van 0,1—0,3 gm. calcium in calcium lactaat  $[\text{Ca} (\text{C}_3\text{H}_5\text{O}_3)_2] + 5 \text{H}_2\text{O}$  en calcium lactophosphaat (een mengsel van calciumlactaat en calciumphosphaat, dat ongeveer 3% van het laatste zout bevatte), geen den minsten invloed uitoefenden op de snelheid of grootte van den groei der mannelijke kuikens, was die invloed, speciaal die van het lactophosphaat, zeer duidelijk bij vrouwelijke kuikens. De voeding met calcium begon toen de dieren 29 dagen oud waren en werd voortgezet tot zij 171 dagen waren. Gedurende deze 142 dagen groeiden de met lacto-phosphaat gevoerde hennen zooveel sneller dan de controle-hennen, dat 58,4% van het normale verschil tusschen de beide sexen was ingehaald.

Ook werden de voortplantingsorganen der lacto-phosphaat-hennen geprikkeld en wel dermate, dat zij per tijds-eenheid bijna  $5 \times$  zooveel eieren legden als de niet met lacto-phosphaat gevoerde hennen. Klaarblijkelijk zal over dit onderwerp nog een uitvoeriger mededeeling van den schrijver verschijnen, want de voor mij liggende geeft geen cijfers.

Lotsy.

PEARL, RAYMOND, 1917. Some commonly Neglected Factors Underlying the Stock Breeding Industry. (Annual Report of the Maine Agricultural Experiment Station for 1917. p. 1—28.)

De auteur wijst er op, dat niettegenstaande men thans wel algemeen weet, dat de fokwaarde van een dier niet in zijn persoonlijke maar in zijn erfelijke eigenschappen, bestaat, d. w. z. dat de fokwaarde beoordeeld moet worden naar den aard der door het dier geproduceerde nakomelingen en niet naar diens uiterlijk, toch nog veel te veel koeien gedekt worden door zóó jonge stieren, dat men van de door deze te verwekken nakomelingen niets zeggen kan. Een stier moet minstens 4 jaar oud zijn vóór men de melkproductie zijner dochters heeft kunnen bepalen. En toch werden in Maine 85 % der koeien gedekt door stieren, die onder de 4 jaar en 10 maanden oud waren, en 75 % door stieren minder dan 3 jaar oud.

Daarentegen werden bij de fokkerij van Jersey koeien in Amerika slechts 35 % door stieren onder de 3½ jaar oud gedekt en zag men er niet tegen op goede stieren van 10 en 11 jaar te gebruiken. Bij Holstein, d. w. z. Nederlandsche, melkkoeien werden in Amerika slechts 44 % door stieren boven de 3½ jaar bediend.

De auteur pleit dan ook, en terecht, voor het zoo mogelijk uitsluitend fokken met stieren die meer dan 4 jaar oud zijn en *bewezen* hebben kalveren van de gewenschte qualiteiten te kunnen produceeren.

Hij houdt verder een pleidooi voor rationeele inteelt en zegt terecht:

„Introduction of new blood for purposes of rejuvenation or reinvigoration is, as ordinarily done, one of the surest ways to prevent any real or permanent improvement of stock by breeding.”

Lotsy.

PEARL, RAYMOND, 1917. The Experimental Modification of Germ Cells.

I. General Plan of Experiments with Ethyl Alcohol and Certain Related Substances. (Journal of Experimental Zoology Vol 22. n. 1 January 1917. p. 127—164.)

II. The Effect Upon the Domestic Fowl of the Daily Inhalation of Ethyl Alcohol and Certain Related Substances. (Ibidem, January 1917. p. 165—186.)

III The Effect of Parental Alcoholism, and Certain Other Drug Intoxications upon the Progeny. (Ibidem, February 1917 p. 241—310.)

Some Effects of the Continued Administration of Alcohol to the Domestic Fowl with Special Reference to the Progeny.

De voor ons, Genetici, belangrijkste resultaten waartoe de schrijver komt zijn deze:

1e. Alcohol heeft geen specifiek effect op de voortplantingscellen d. w. z. wijzigt haar constitutie *niet*.

2e. Alcoholische dieren hebben een geringere, doch superieure nakomelingschap dan niet alcoholische dieren.

Deze resultaten gelden echter, wat dje sub 2 betreft, slechts voor hoenders. Alcoholische *Cavia's* vormen een geringere en zwakkere nakomelingschap dan niet-alcoholische.

De auteur verklaart dit hierdoor, dat *Cavia*-gameten geringe, hoender-gameten groote resistentie tegenover alcohol bezitten; terwijl dus de alcohol bij *Cavia's* alle gameten schaadt, schaadt zij bij hoenders slechts de zwakke, heeft dus een selecteerende werking, vandaar de geringere, maar superieure nakomelingschap der alcoholici onder de hoenders.

Lotsy.

---

PEARL, RAYMOND, 1917. The probable Error of a Difference and the Selection Problem. (Genetics II p. 78—81 January 1917.)

In het tijdschrift Genetics van Juli 1916 verscheen een interessant artikel van ACKERT over het effect van selectie bij het infusoor *Paramaecium*. De auteur kwam in dit artikel tot het — zeker algemeen toegejuicht — resultaat, dat selectie bij het, zich slechts ongeslachtelijk voortplantende, *Paramaecium* geen effect heeft.

Ongelukkigerwijze toont PEARL in dit artikel aan, dat er groote fouten in de mathematische bewijsvoering van ACKERT voorkomen zoodat hij terecht besluit:

„The work of JENNINGS (1908) demonstrated, so far at least as the strains with which he worked are concerned, that selection for size differences within the pure line in *Paramaecium* is without effect. ACKERT's work neither confirms nor refutes that result”.

Lotsy.

POPENOE P., 1918. Will morality disappear? (Journal of Heredity, October 1918 p. 269—270.)

De auteur wijst op het betreurenswaardige feit, dat de geboorten bij meerwaardigen gemiddeld veel geringer in aantal zijn dan bij minderwaardigen. Van tegenwoordige en vroegere leden van de faculteit der University of Illinois zijn 387 mannen en 28 vrouwen meer dan 10 jaar gehuwd. De 387 mannen hadden 806 kinderen of gemiddeld 2.08, de 28 vrouwen 26 kinderen of gemiddeld nog niet één. Het beste geboortegetal in huwelijken van leden van eene Universiteits-faculteit wijzen die der Wisconsin-University op nl. 2.5 gemiddeld.

Daarentegen kon de beruchte groote „Juke family,” een clan van meerdere duizenden idioten, misdadigers en deugnieten op een gemiddelde geboorte van 4.3 kinderen per vrouw bogen!

De auteur besluit:

„Now mere quantity of children is of little concern to the eugenicist. If the Juke women and their like were bearing *no* children, we could be well satisfied with the average of two from the college professors. It is the *relative* birth rate that occupies the eugenicist's attention, and he cannot help feeling alarm at such tendencies as these figures indicate.”

LOTSY.

SCHERMERS, D., 1919. Erfelijkheid en rasverbetering. (Afl. 10 van „Schild en Pijl”, 1919).

Deze brochurenreeks bedoelt het verdedigen der Christelijke wereld- en levensbeschouwing, voornamelijk door eene behandeling van actueele vraagstukken in bevattelijken vorm. Schr. (geneesheer-directeur van het Chr. Sanatorium voor Zenuwlijders te Zeist) wijst er op dat 't niet gelukt is het menschedom te verbeteren, niettegenstaande aan de sociale verhoudingen en vooral aan de opvoeding en het onderwijs zooveel meer zorgen worden besteed dan vroeger, en dat er nu zijn die veel heil verwachten van een betere regeling der voortplanting en van maatregelen die minderwaardigen verhinderen zich te vermenigvuldigen. Vooral door dit

Genetica II.



laatste zouden millioenen worden bespaard, en gevangenissen en ziekenhuizen grootendeels kunnen worden afgeschaft. Schr. wil nu, met alle waardeering voor de goede bedoelingen die aan deze beweging ten grondslag liggen, aantonen dat van dergelijke wijze van rasverbetering niet veel te wachten is, omdat daarvoor nog veel te weinig bekend is omtrent de regels der erfelijkheid, maar ook omdat men niet voldoende rekening houdt met de menselijke natuur, zooals deze uit de ervaring blijkt te zijn en in den Bijbel geopenbaard is. Na een bevattelijk gestelde beschrijving van het bevruchttingsprobleem en de erfelijkheidsregels van MENDEL, wordt meer uitvoerig de vraag behandeld of de optimistische verwachtingen recht van bestaan hebben die HEYMANS e. a. van een stelselmatige toepassing der eugenetische beginselen koesteren. Schr. meent van neen, en wel op grond van de vele onoverkomenlijke moeilijkheden die de bestudeering der erfelijkheidsverschijnselen bij den mensch in den weg staan (geringe vruchtbaarheid, sterfelijkheid op jeugdigen leeftijd, 't ontbreken van een scherpe begrenzing der psychosen, enz.). Van geneeskundig onderzoek vóór het huwelijk verwacht hij, uitgezonderd waar het de 3 groote volksziekten syphilis, tuberculose en alcoholisme geldt, evenmin veel heil, en van 't neo-malthusianisme niets dan ellende. Ten slotte wijst hij er op, onder aanhaling van HEYMANS en WIERSMA en van WOODS, dat omtrent de erfelijkheid van geestelijke eigenschappen (voor den mensch toch zeker de belangrijkste) nog veel minder bekend is dan omtrent die der lichamelijke. Zijn eindconclusie is dat de vooruitzichten omtrent een mogelijke rasverbetering op grond van datgene, wat tot dusverre omtrent de erfelijkheid bekend is, niet gunstig zijn te noemen; dat ver boven de gezondheid van het lichaam staat de gezondheid van de ziel, en dat deze alleen mogelijk is langs den weg die ons door Gods Woord wordt geteekend.

S. L. SCHOUTEN.

SCHMIDT, JOHS., 1919. Der Zeugungswert des Individuums beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung (Jena, 1919, G. Fischer. 40 pp.).

De grootste moeilijkheden, waarmee alle raszuiverheidsbeoordelingen te kampen hebben, is gelegen in het onderscheiden van

phaenotype en genotype in het individu, of liever van persoonlijke waarde en van fokwaarde. Beoordeeling op het uiterlijk deugt principieel niet, en beoordeeling op de nakomelingschap is vaak zeer bezwaarlijk. Bij zelfbestuivende planten, waar het beginsel der „reine Liniën” doorgevoerd kon worden, is de zaak nog betrekkelijk eenvoudig; de fokwaarde laat zich hier gemakkelijk bepalen. Bij dieren en kruisbevruchtende planten is het anders; daar moet een andere methode erop gevonden worden, een methode, die SCHMIDT aanduidt als die van de kruisgewijze paring. De fokwaarden van twee mannelijke dieren kunnen vergeleken worden door ze één voor één met een bepaald wijfje te paren en de beide nakomelingschappen te vergelijken: die van twee vrouwelijke dieren door ze met eenzelfde mannetje te paren. Zoo kunnen we door stelselmatige proeven alle dieren van een bepaalde populatie naar hun fokwaarde rangschikken. SCHMIDT heeft deze methode uitgewerkt en toegepast in forellenkweekerijen; de verkregen resultaten spreken inderdaad wel voor de practische doorvoerbaarheid in de vischteelt. Of echter in de fokkerij van grootvee zulke nauwkeurige getallen te verkrijgen zijn, laat zich m. i. betwijfelen. Natuurlijk kan deze methode der kruisgewijze paring ook bij zelfbevruchtende planten toegepast worden en daar als contrôle op de na zelfbevruchting verkregen resultaten gelden; van belang is dit voornamelijk, als we met zelfbevruchtende planten te maken hebben, wier fokzuiverheid maar schijnbaar is. Inderdaad zal deze methode, mits ze systematisch en nauwgezet wordt doorgevoerd, in vele gevallen ons verder kunnen brengen bij het beoordeelen der fokwaarde van cultuurplanten en huisdieren; toch blijft ook hier, vooral bij grootvee met weinig nakomelingen per paring een andere, meer direkte methode een nog lang niet bereikt ideaal.

SIRKS.

SHAMEL, A. D., 1918. Why navel oranges are seedless. (Journal of Heredity, October 1918 p. 247—249, 2 figuren.)

Het antwoord is eenvoudig: omdat de antheren van dezen vorm geen pollen bevatten. Bestuift men ze met pollen van een anderen vorm, dan zetten zij wèl zaad. In 1910 vond de auteur bij River

Side in Californië, navel-oranges, die wèl zaad zetten en zich van de anderen slechts onderscheidde, doordat hun meeldraden wèl pollen vormen.

LOTSY.

TAMMES, T., 1919. De leer der erfactoren en hare toepassing op den mensch. Rede, uitgesproken bij het aanvaarden van het ambt van buitengewoon hoogleeraar aan de Rijks-Univ. te Groningen. (Groningen, Wolters, 1919).

In de geschiedenis der erfelijkheidsleer zijn 2 perioden te onderscheiden: die van GALTON's erfelijkheidstheorie, en die van de theorie der erfactoren. GALTON's wet leeft nog voort onder de fokkers; men denke slechts aan termen als volbloed, halfbloed, quadroom. Thans bouwen we voort op MENDEL's onderzoekingen. Zijn meening dat de erfactoren onderling onafhankelijk van elkaar zijn, bleek later slechts bij uitzondering waar te zijn. MORGAN toonde voor de bananenvlieg aan dat ze in 4 groepen bijeenblijven. Merkwaardig genoeg bleken de cellen ook 4 kernstaafjes te bevatten. Dezelfde overeenstemming bleek ook bij MENDEL's klassiek object, de erwt, te bestaan: 35 erfactoren in 7 groepen, en 7 kernstaafjes. Voor MENDEL is het een buitengewoon geluk geweest dat hij gewerkt heeft met 7 eigenschappen, waarvan de 7 factoren juist in 7 verschillende kernstaafjes lagen. De wet van MENDEL moet dus voortaan heeten: de kernstaafjes — niet de erfactoren — worden volgens het toeval over de voortplantingscellen verdeeld. Toch zijn er weer uitzonderingen op deze wet. Bij *Lathyrus* vond BATESON voor het eerst de onvolkomen koppeling, waarvan MORGAN in zijn overkruisingstheorie een verklaring aanbood. MORGAN, STURTEVANT e.a. hebben, doordat zij de ligging van een groot aantal erfactoren in de 4 kernstaafjes konden bepalen, den erfelijken aanleg van de bananenvlieg voor een deel in kaart gebracht. 't Ideaal van sommige onderzoekers is nu dat dit eenmaal voor alle levende wezens het geval zal zijn. Onderstelling is hierbij dat de erfactoren — afgezien van de mutaties — steeds dezelfde blijven. Maar de eigenschappen zijn plastisch onder invloed van de uitwendige omstandigheden. Zelfs kunnen daardoor erfactoren onwerkzaam worden. Wij zien daardoor den phaenotypus, het resultaat van erfelijken aanleg en uitwendige omstandigheden.

Na deze theoretische uiteenzetting volgt de toepassing in 't bijzonder in de leer der eugenetiek. Men wil het menschedom verbeteren. In 't laatst der vorige eeuw waren er die het middel daartoe zagen in den strijd om het bestaan; tuberculose, alcoholisme, ontucht waren de beste middelen om minderwaardige individuen uit te roeien. Philanthropie zou verkeerd zijn. Gelukkig heeft het goede in den mensch over deze richting, die zijn moreel verlaagde tot dat beneden het dier, gezegevierd. Thans zoekt men het in een wijziging van de verhouding tusschen de geboortecijfers der erfelijk minder goed en der beter aangelegden; zooals 't nu is brengen de eersten veel meer kinderen voort dan de laatsten. Men wil minderwaardigen de voortplanting verhinderen, en daarentegen de maatschappelijke toestanden der midden- en hogere klassen zoo maken dat bewuste kinderbeperking daar niet meer zoo veel zal voorkomen.

Bij al deze pogingen moet men wel in 't oog houden dat de erfelijkheidsverhoudingen bij den mensch ingewikkelder zijn dan bij vele andere levende wezens, wegens het groot aantal (47 en 48) kernstaafjes. Alles te zamen genomen staan we pas aan den aanvang; wij weten van den erfelijken aanleg van den mensch zeer weinig, en bijgevolg zal het niet gemakkelijk zijn, door verandering van dien aanleg, het menschedom op hooger peil te brengen. Toch kunnen we veel doen wanneer we althans beginnen met de uitwendige omstandigheden te verbeteren die van invloed zijn op het tot uiting komen van de lichamelijke en geestelijke eigenschappen. Daardoor wordt wel alleen de phaenotypus gewijzigd, en als zoodanig is het slechts een schijn- en geen rasverbetering. Maar dit zal éérst moeten geschieden, wil in een verre toekomst misschien nog eens de erfelijke aanleg verbeterd worden.

S. L. SCHOUTEN.

THOMSON, J. A., 1919. *Heredity*. (Third edition. 627 pp. 47 fig. Londen, J. MURRAY, 1919).

In 1907, toen de handboeken over erfelijkheidsleer nog zeer schaarsch waren, heeft de bekende zoöloog, J. A. THOMSON, hoogleeraar te Aberdeen, ons een der eerste samenvattende werken over alle met erfelijkheidsleer samenhangende vraagstukken gegeven,

Dat van al die vraagstukken ook thans nog in de derde druk velen niet of vaag beantwoord kunnen worden, behoeft ons niet te verwonderen; we zijn na 1907 wel een eind verder gekomen, maar nog lang niet, waar we wezen moeten.

De invloed van zijn twaalfjarigen leeftijd is in het boek wel te merken: de opzet is niet geheel, zooals we het thans van een modern werk verwachten zouden, en een groot aantal waarnemingen blijven vermeld, waaraan we tegenwoordig geen waarde meer hechten. Dat moge reeds dadelijk blijken uit een korte inhoudsopgave van het werk:

Als eerste hoofdstuk worden ons beschouwingen geboden over de beteekenis der erfelijkheidsstudie, een overzicht der definities, door verschillende onderzoekers van de termen „heredity” en „inheritance” gegeven, een aantal voorbeelden uit de meest uiteenlopende gebieden genomen, van erfelijkheid van verschillende eigenschappen, en tenslotte eenige aanhalingen van schrijvers, die het bestaan van erfelijkheid ontkennen of binnen zeer enge grenzen trachten te beperken. Daarop volgt: de physische basis der erfelijkheid, ontwikkeling en bouw van voortplantingscellen en chromosomen, het verband tusschen geslachtelijke en ongeslachtelijke voortplanting, bevruchting, enz.; als derde hoofdstuk, „heredity and variation,” wordt de tegenstelling beschreven tusschen de begrippen erfelijkheid en variabiliteit, hoe eigenlijk strikte erfelijkheid steeds in strijd zou zijn met het optreden van nieuwe vormen; daarna volgen de verschillende wijzen, waarop erfelijkheid bij kruisingen kan optreden (blended, exclusive: unilateral, absolutely prepotent en preponderant, particulate en alternative); het vijfde hoofdstuk bevat een beschouwing van gevallen van „terugslag” in den ruimsten zin van het woord; daarna worden telegonie en andere twijfelachtige vragen besproken; een uitvoerige behandeling van de erfelijkheid van verworven eigenschappen (gelukkig zeer sceptisch) en het verband tusschen erfelijkheid en ziekte besluiten dan het eigenlijke eerste deel, dat grootendeels uit een samenvatting van meer of minder zuiver waargenomen verschijnselen bestaat.

Het tweede deel is meer overeenkomstig onze moderne opvattingen geschreven: statistisch erfelijkheidsonderzoek, experimenteele erfelijkheidsstudie, verschillende erfelijkheidstheorieën, die historisch van belang geweest zijn, het verband tusschen erfelijkheid

en ontogenetische ontwikkeling en geslachtsbepaling en sociologische uitzichten op erfelijkheidsonderzoekingen gegrond, vinden alle daarin een uitvoerige behandeling.

Over het geheel kan ik wel met THOMSON's opvattingen meegaan; het spreekt vanzelf, dat er hier en daar ook wel principieele punten zijn, ten opzichte waarvan ik het niet met hem eens ben. Maar wat het boek m.i. van groote waarde maakt, is de geweldige belezenheid van den schrijver, de talrijke citaten uit wetenschappelijke en litteraire werken, en de uitnemende bibliographie, die het boek besluit. THOMSON heeft getracht objectief te zijn, ook van taalkundig standpunt; hij citeert zoowel Engelsche, als Duitsche en Fransche litteratuur, en dat is een goede eigenschap, die in teveel moderne handboeken gemist wordt. Het is een boek, dat niet aan beginners in handen moet gegeven worden, omdat het te weinig met de scherpte der eischen van modern erfelijkheidsonderzoek rekening houdt, maar dat als studieboek voor iemand, die de eerste inleiding in erfelijkheidsleer genoten heeft, en die dus eenigszins kritisch kan lezen, ontegenzeggelijk van zeer groote waarde is.

SIRKS.

TJEBBES, K., 1917. Sur les Rapports génétiques entre *Thaumalea picta* et *Thaumalea obscura* SCHLEGEL. (Archives néerlandaises des Sciences exactes et naturelles série III B. Tome III. p. 316—323.)

De donkere goudfaisant — welker vaderland nog steeds onbekend is — werd in 1865 door SCHLEGEL als een nieuwe soort beschreven. Die datum is van belang omdat Mrs. R. HAIG THOMAS uit de kruising van *Th. amhersti* ♀ × *Th. picta* ♂ donkere goudfaisanten in F<sub>2</sub> verkreeg en dus het ontstaan van *Th. obscura* aan kruising met *Th. amhersti* toeschrijft. Daar *Th. amhersti* (met uitzondering van twee, zeer spoedig gestorven hanen, die niet gepaard hebben) echter pas in 1869 in Europa is ingevoerd, is dit niet mogelijk.

De fout ligt waarschijnlijk in de onzuiverheid van den door Mrs. THOMAS gebruikten *picta*-haan, want *Th. obscura* is, ten opzichte van *Th. picta* recessief.

Uit kruisingen, uitgevoerd in Artis, door Dr. J. H. KRUIJVEL en na

diens dood, uitgewerkt door TIEBES besluit laatstgenoemde dan ook:

1. *Th. picta* is een Linneon in den zin van LOTSY; deze bestaat uit een groot aantal kleinere éénheden en hun hybriden.

2. De vormen van *Th. obscura* verschillen onder elkaar op dezelfde wijze als die van *Th. picta*, maar onderscheiden zich van deze door eenige erfelijke kleurkenmerken, teekening-kenmerken enz. die aan alle *Th. obscura*'s eigen zijn.

3. In genetischen zin gedraagt zich deze groep van kenmerken, alsof zij door één enkelen erfelijken factor, dien wij P genoemd hebben, veroorzaakt wordt.

4. De heterozygoten zijn uiterlijk *picta*'s; *obscura* is recessief. Men kan dus de homozygote *picta*'s door PP, de homozygote *obscura*'s door pp aanduiden. Alle kruisingsresultaten van KRUIJL zijn in overeenstemming met deze opvatting.

5. Het feit, dat men in volières *Th. obscura* uit *Th. picta* meent te hebben zien ontstaan, is aan de bijna volkomen overeenkomst tusschen zuivere en heterozygote *picta*'s te wijten.

6. Donkere goudfaisanten zijn zeker niet uit de kruising van *Th. amhersti* met zuivere *Th. picta* ontstaan, want ten opzichte van het P. kenmerk, gedraagt *Th. amhersti* zich als een lichte faisan.

7. Het is waarschijnlijk dat de *Th. picta*, die Mrs. HAIG THOMAS, na kruising met een Amherst-hen in F<sub>2</sub> donkere goudfaisantjes gaf, voor den factor P. heterozygoot was. Alle resultaten van deze schrijfster zijn met deze veronderstelling in overeenstemming.

LOTSY

VRIES, HUGO DE, 1918, Twin Hybrids of *Oenothera Hookeri* T. and G. (Genetics III, 1918, p. 397—422).

DE VRIES begint zijn artikel met de volgende woorden:

„De onderzoekingen van MORGAN over lethale factoren, die van BARTLETT over massa-mutatie en die van RENNER over leeg zaden, hebben mij in den laatsten tijd tot de voorstelling geleid, dat lethale factoren en hybride mutanten een groote rol spelen bij de splitsings-verschijnselen, die de normale mutaties van zoo vele *Oenothera*-soorten vergezellen. De vraag, welk deel van deze verschijnselen, van uit dit gezichtspunt kan worden verklaard, moet onder de

oogen worden gezien. De kruisingen van *Oenothera Hookeri* met de muteerende soorten, gedragen zich in zooveel opzichten verschillend van de overige gevallen dat zij geschikt materiaal voor dit onderzoek schijnen op te leveren. *O. Hookeri*  $\times$  *O. biennis* geeft eene splitsing in de tweede generatie, die niet de Mendelsche regels volgt en *O. Hookeri*  $\times$  *O. Lamarckiana* vormt tweelingen van het type van *laeta* en *velutina*, maar zonder hun gewone constantheid, doordat de *laeta* in iedere generatie in dezelfde twee typen splitst."

„De ontdekking van massa-mutatie bij *O. grandiflora* en van het verband tusschen deze en de vorming van tweeling-bastaarden bij deze soort vormt het duidelijkste geval voor deze nieuwe opvatting en ik zal daarom beginnen met de resultaten van mijn kruisingen van deze soort met *O. Hookeri* mede te deelen."

DE VRIES gaat dan voort:

„Mijn ras van *O. grandiflora* was afkomstig van een zaad, bij Castleberry Ala verzameld. Het splitst iedere generatie in twee groote groepen. De eene van deze is gelijk aan de ouder en herhaalt de splitsing. De andere is een zwakke vorm met bleeke breede bladeren en van kleine gestalte. De meeste exemplaren sterven op jeugdigen leeftijd, sommige later, maar enkele komen in bloei en rijpen hun zaden. Uit deze zaden ontstaat weer het bleeke ras zuiver."

Naar mijne meening, is het overbodig het artikel van DE VRIES nog verder te bespreken. Zoolang DE VRIES een vorm — in casu *O. grandiflora* — die bij zelfbevruchting steeds in twee vormen uitéén valt, als een soort of als een ras gelieft aan te duiden, is iedere discussie onmogelijk van een artikel, dat kruisingen met die „soort" aankondigt (zie boven) „als het duidelijkste geval voor de daarin verkondigde nieuwe opvatting".

Lotsy.

Wanted, Photographs of Twins, 1918. (Journal of Heredity October 1918, p. 262.)

De Amerikaansche „Genetic Association" wenscht een onderzoek in te stellen, naar den aard van tweelingen. Zij verzoekt alle twee-



lingen, onverschillig in welk deel der wereld deze zich mogen bevinden, hun adres op te geven aan „The American Genetic Association, Washington D. C. U. S. A.,” en deze opgave liefst van hun portretten te doen vergezeld gaan.

Lotsy.

WILDE, P. A. DE, 1919. Verwantschap en Erfelijkheid bij doofstomheid en retinitis pigmentosa. (Diss. Amsterdam. 1919.)

Op grond van een door den Schrijver ingesteld onderzoek, dat ons geheele land omvatte, komt hij tot de uitkomst:

1e dat in de huwelijken van verwanten 3 malen meer doofstomheid voorkomt dan in de huwelijken van niet-verwanten, wanneer het aantal verwanten-huwelijken op 2% van het totaal der huwelijken wordt gesteld;

2e dat — als de kinderlooze huwelijken worden geëlimineerd — direkte erfelijkheid van doofstomheid bij de Protestanten voorkomt in 13.6%, als beide ouders doofstom zijn, en in 16.3%, als een der ouders doofstom is. Voor de Joden zijn deze cijfers resp. 42.8% en 33.3%, voor de Katholieken in beide gevallen 0%;

3e dat doofstomheid bij de Joden 5.5 malen meer wordt aangetroffen dan bij de Christelijke bevolking;

4e dat het aantal kinderlooze huwelijken grooter is, als beide ouders doofstom zijn, en het aantal kinderen uit huwelijken tussen 2 doofstommen kleiner dan het kindertal, als één der ouders doofstom is.

De sub 2 genoemde bevindingen worden door den Schrijver verklaard door aan te nemen, dat bij de Protestanten van de beide echtgenooten meest één aan verkregen en één aan congenitale doofstomheid zal lijden, bij de Katholieken beide echtelieden meest aan verkregen en bij de Joden meest aan congenitale doofstomheid zullen lijden.

Ten aanzien der retinitis pigmentosa vond Schrijver het volgende:

1e Het mannelijk geslacht wordt meer getroffen dan het vrouwelijke en wel in eene verhouding van ongeveer 3:2, wat ook door NETTLESHIP was geconstateerd.

2e Van de huwelijken van patienten met retinitis pigmentosa zijn 14 % kinderloos.

3e De ziekte komt het meest voor bij de Joden (6 malen meer dan men volgens het bevolkingscijfer zou verwachten), het minst bij de Katholieken.

4e 22 % der lijdens stammen uit verwanten-huwelijken, ongeveer hetzelfde cijfer vonden LEBER en NETTLESHIP.

5e Rechtstreeksche erfelijkheid kon worden vastgesteld in 25 % der gevallen, een cijfer, dat ook door NETTLESHIP was gevonden.

6e Van de 167 patienten met retinitis pigmentosa waren 14 tevens doofstom, van deze 14 stamden 6 uit verwanten-huwelijken.

7e Retinitis met doofheid werd aangetroffen in 24 gevallen. Van de 24 patienten stamden 7 uit verwanten-huwelijken.

8e Retinitis, waarbij doofstomheid in de familie voorkwam, werd waargenomen in 6 gevallen.

BENDERS.

WINGE., 1919. On the non-mendelian inheritance in variegated plants. (Comptes-rendus Trav. Labor. Carlsberg. XIV. 3.20 pp.)

Bestaat er erfelijkheid, die niet mendelistisch is? De tijd is nog niet lang geleden, dat in een erfelijkheidsstudie de stelling „mendelen is zeldzaam” verdedigd werd, en sedert is er een strooming opgekomen om alles mendelistisch te verklaren. In veel opzichten is dit juist gebleken, maar er zijn en blijven nog altijd struikelblokken, die weinig mendelistisch getint lijken. Daarvan is wel een van de belangrijkste de erfelijkheid van groene bladkleur bij bonte planten, die met alles wat regelmaat lijkt, schijnt te spotten.

Op het voetspoor van CORRENS en BAUR heeft WINGE een indeeling gemaakt van alle gevallen van bontbladerigheid naar hun gedrag als erfelijk kenmerk. In de eene der beide hoofdgroepen, die waarin de celkern de blontbladerigheid veroorzaakt, verloopt het volgens de regels van MENDEL; in de andere, waar de bonthed in het cytoplasma gezeteld is, niet. Tot de eerste groep behooren de *albina*-vormen van *Melandrium* en *Antirrhinum*, de *citrina*-vormen van *Antirrhinum* en *Pelargonium*, de *chlorina*-vormen van *Mirabilis*, *Urtica*, *Antirrhinum* en *Aquilegia*, de *variegata*-vormen van *Mirabilis* en *Aquilegia* en de *albomarginata*-vorm *Lunaria*. De

tweede groep wordt onderverdeeld in tweeën: is de bontheid gezeteld in plastiden, dan kan ze nog door beide geslachten overgebracht worden (*Pelargonium zonale*) of alleen langs moederlijken weg (*albomaculata*-vormen van *Mirabilis*, *Antirrhinum* en *Primula*); is de bontheid in het protoplasma gezeteld en niet speciaal in de plastiden, dan ontstaan geen normale of *albinavormen* in de nakomelingschap; hier geldt weer: overbrenging langs beide wegen (mannelijk en vrouwelijk) bij *Capsicum*, alleen langs vrouwelijken weg bij *Humulus*.

Van deze laatste groep geeft WINGE wel zeer sprekende cijfers: vrl. normaal  $\times$  mnl. normaal 102 normale, geen bonte planten; vrl. norm.  $\times$  mnl. bont 746 normale, geen bonte planten, vrl. bont  $\times$  mnl. normaal geen normale, 35 bonte planten en vrl. bont  $\times$  mnl. bont geen normale, 268 bonte planten.

Iedere nieuwe verhandeling en ieder nieuw onderzoek van bontbladerigheid doet ons echter in den grond altijd weer opnieuw stuiten op een groote moeilijkheid: het weinige dat we weten van het physiologisch-chemisch proces der chlorophyll-synthese. Met anthocyaan zijn we nu zoo mooi op weg, wanneer volgt het chlorophyll?

SIRKS.

WINGE, Ö., 1919. On the relation between number of chromosomes and number of types, in *Lathyrus* especially (Journ. of Genetics. VIII, 2 p. 133—138).

Het is wel een van de belangrijkste vraagstukken, die op het oogeblik op een oplossing wachten, of het mogelijk is, het verband tusschen het aantal chromosomen en het onafhankelijk van elkaar splitsen van factoren of factorengroepen aan te toonen. Indien het gelukken zou, door stelselmatige kruisingsproeven te bewijzen, dat er meer erfelijke factoren (of vastgekoppelde factorengroepen) onafhankelijk van elkaar splitsen kunnen, dan het aantal chromosomen in ieder der voortplantingscellen bedraagt, dan zou daarmee de totnogtoe aangenomen beteekenis der chromosomen als dragers dier erfelijke factoren een ernstige, welhaast onoverkomelijke tegenslag ontmoeten.

Allereerst leidt WINGE een tweetal mathematisch gefundeerde

stellingen af, die bij de beoordeeling der onafhankelijkheid van factoren moeten gelden:

1. Met een bepaald chromosomenaantal in iedere voortplantingscel,  $x$ , kunnen door zelfbestuiving en splitsing van een enkel individu theoretisch gesproken, hoogstens  $2^x$  verschillende typen van voortplantingscellen en  $3^x$  verschillende individuen-typen krijgen, waarvan  $2^x$  in alle eigenschappen fokzuiver kunnen zijn.

2. Indien een splitsingsproef begonnen wordt met een kruising van twee individuen der onderzochte soort, en zelfbestuiving uitgesloten is, dan kunnen we in  $F_1$  hoogstens  $4^x$  en in  $F_2$  en volgende generaties  $10^x$  genotypisch verschillende vormen krijgen, waarvan weer  $4^x$  in alle eigenschappen homozygoot zijn kunnen;  $x$  geeft weer het haploide chromosomenaantal aan.

In deze stellingen wordt aangenomen, dat de chromosomen onderling niet verbonden zijn, wat lang niet altijd het geval schijnt te zijn. (Men denke o. a. aan RENNERS *Oenothera*-onderzoekingen). De nadruk moet dus wel gelegd worden op het woord „hoogstens.”

WINGE is nu voornemens te trachten met behulp van deze stellingen de juistheid der chromosomen als dragers der erfelijke eigenschappen te onderzoeken en wel door kruisingsproeven met de veel tot dat doel gebruikte soort *Lathyrus odoratus* L. In de eerste plaats moest echter vastgesteld worden, hoe groot het aantal chromosomen van die soort is. Hij is er door cytologische onderzoekingen in geslaagd, dit getal voor *Lathyrus odoratus* L. en voor *Lathyrus latifolius* L. te bepalen; ieder dier soorten heeft in haar voortplantingscellen 7 chromosomen. Dus mogen in die planten hoogstens zeven onafhankelijk splitsende factorengroepen gevonden worden, wat hierop neerkomt, dat een splitsing van een kunstmatig gemaakte hybride tusschen twee zuivere lijnen van *Lathyrus odoratus* nooit meer dan 128 verschillende homozygote biotypen mag geven.

Het is zeer te hopen, dat latere onderzoekingen WINGE in staat zullen stellen, dit probleem op te lossen.

SIRKS.

WOLK, P. C. v. D., 1919. Onderzoekingen over blijvende modificaties en hun betrekking tot mutaties. (Cultura. XXXI. p. 82—105. 1919).

Aan een exemplaar van *Acer pseudoplatanus*, waarvan de identificatie echter niet volkomen vaststond, had in door het snoeien aangebrachte en niet verder verzorgde wonden inrotting plaats; plotseling werden nu aan takken, welke zich in de nabijheid der snoeiwonden bevonden, de nieuwgevormde blaren wit, later zelfs geheele nieuwontstane takken witbebladerd. Ook in andere opzichten weken deze witbebladerde takken af: bladvorm der witte met lange slippen, bladsteel was niet roodachtig maar geel met bruine stippen, takken fijngegroeft en eenigszins fluweelachtig behaard, opvallend korte internodiën, bladstelen langer, de bast zat zeer los om het kernhout, groote hoeveelheid merg, bloemen anderhalf maal zoo groot en roodachtig, trossen armbloemiger, bloemen eenslachtig, dus niet polygaam, maar geheele takken of mannelijk, of vrouwelijk. Het ontstaan dezer afwijkingen zou het gevolg zijn van de aanwezigheid eener bepaalde bacterie, welke schr. in reïncultures gekweekt heeft, en die door hem „modificatie-bacterie” genoemd wordt. Nadere determinatie der bacterie is niet geschied, ook niet van de vijf andere bacteriesoorten, in de witte *Acer*-planten gevonden. Wel worden eenige zeer korte mededeelingen gegeven over haar kenmerkende eigenschappen.

De bacterie in kwestie kon in wonden binnendringen, zoowel van takken als van zaden; in dit laatste geval waren de uit die zaden ontstane kiemplantjes van het begin af witbladig en dus ten ondergang gedoemd. Uit andere waarnemingen bekend met de desinfecteerende werking, welke in de plant aanwezig calciumoxalaat had, heeft schr. daarmee getracht in witte plantendeelen en kiemplantjes de infectie te doen verdwijnen; het resultaat was opvallend: wel werden in de met calciumoxalaat behandelde planten geen bacteriën meer gevonden, maar toch bleef de afwijking bestaan, de plantendeelen en kiemplantjes bleven wit. Kruisingsproeven met niet-gedesinfecteerde bloemen gaven in beide reciproke kruisingen alleen witte nakomelingen, met bloemen uit een kunstmatig besmette bloemtrost: Vrl. groen  $\times$  mnl. wit groene, mnl. groen  $\times$  vrl. witte plantjes. Kruisingen van normale bloemen met bloemen van gedesinfecteerde

witte takken gaven intermediaire bastaarden, in bladvorm en in bladkleur (gevekt).

Indien de hier zeer in het kort aangegeven resultaten van VAN DER WOLK's onderzoekingen *geheel* juist zijn, dan zouden we hier met een zeer interessant geval te maken hebben. Op grond van zijn gegevens zou de schrijver hier aan mutatie willen gaan denken, de eerste mutatie dus, waarvan de aanleidende oorzaak bekend was. Gelukkig echter gebruikt hij zelf de vragende vorm: „Een mutatie?“, want ik voor mij zou op schrijvers resultaten allerminst een positieve conclusie durven bouwen. De veranderingen, waarvan de modificatiebacterie de oorzaak zou zijn, zijn zeker ingrijpend, maar ik had over een dergelijk, misschien principieel belangrijk onderwerpen een andere wijze van onderzoek en van publicatie verwacht. Van welken kant men het onderzoek ook bekijkt, hetzij van systematischen, of van bacteriologischen, of van physiologischen, of van anatomischen, of van genetischen, van alle kanten is het onderzoek oppervlakkig en onvolledig. Het is dan ook dubbel en dwars te betreuren, dat schrijvers proefplanten door noodlottige omstandigheden zijn verloren gegaan, maar waarom heeft hij geen reinkultures van de „modificatie-bacterie“ aangehouden, waarmee opnieuw infecties bij *Acer*-planten konden geschieden? Was het niet *Acer platanoides*, waarvan een var. „*digitata*“ als bonte variëteit bekend is, en waarop soms zuiver mannelijke en zuiver vrl inflorescenties voorkomen? (Zie WITTROCK. Ueber die Geschlechtsverteilung bei *A. platanoides*. Bot Cbl. 1886. Bd. 25. p. 55. ff.) En waarom zijn zijn illustraties zoo primitief? De figuren maken sterk den indruk van grootendeels met schablonen geteekend te zijn. Het ware heel wat beter geweest, indien deze illustraties naar foto's en niet naar gefotografeerde teekeningen gemaakt waren. Schrijver zelf stelt achter zijn conclusie een vraagteeken, maar voor lezers, die het onderzoek niet bijwoonden, mogen deze vraagteekens wel door de geheele publicatie verspreid en verdriedubbeld worden.

Want er schuilt in zulke publicaties een gevaar, dat zeker niet onderschat mag worden. De groote pers acht het nog altijd haar taak, het publiek van het verschijnen van dergelijke, *schijnbaar* geweldig veel beteekende, publicaties op de hoogte te houden, en in dit geval is dit dan ook in de Nieuwe Rott. Courant en in de Telegraaf geschied. Nu is het een vrij onschuldige zaak, als hierover

een kort berichtje in een dagblad verschijnt, maar iets anders is het, wanneer een onzer hooggeleerden (prof. STOMPS) met volle onder-teekening een quasi-wetenschappelijk-populair artikel erover schrijft als in de Telegraaf van 16 Juni jl. Courantenlezers gebruiken geen weten-schappelijke kritiek en degene, die het publiek wil voorlichten, dient dus wel kritisch te werk te gaan. Immers gelegenheid tot *vol-doende* weerlegging van dergelijke onkritische artikelen wordt niet gegeven; ook de Telegraaf achtte een weerlegging onnoodig.

De problemen, die VAN DER WOLK in zijn verhandeling kort en vluchtig aanraakt, zijn voor den ernstigen onderzoeker heilig; ze kunnen niet maar zoo even door een door en door oppervlakkig onderzoek als het hier besprokene opgelost worden, en wie dat tracht, en vooral wie zulke onderzoekingen met warmte begroet, begaat den ernstigsten misdaad, dien een wetenschappelijk werker ooit begaan kan: hij sust zijn wetenschappelijk geweten in slaap ten behoeve van ijdelheidsvertoon en verdraait de waarheid.

SIRKS.

## DE ANALYSE VAN EEN SPONTANE BOONENHYBRIDE

door M. J. SIRKS.

Het onderzoek der erfelijke factoren, welke de rasverschillen tusschen de talrijke variëteiten van *Phaseolus vulgaris*, gewone tuin- en landbouwboonen veroorzaken, kan langs twee wegen geschieden.

Door kunstmatige kruisingen tusschen twee tot verschillende rassen behorende individuen en daaropvolgende analyse der nakomeling-schap kunnen we, zooals het werk van EMERSON (1904, 1909), SHULL (1908), TSCHERMAK (1904, 1912), SHAW en NORTON (1918), TJEBBES en KOOIMAN (1919), ons getoond heeft, een beeld vormen van de genotypische structuur der beide ouderrassen, van vader en moeder dus. Maar het kruisen van boonen is om technische redenen niet zoo heel eenvoudig; van een groot aantal verrichte bestuivingen zal vaak maar een klein percentage vruchtzetting tengevolge hebben. Daarom is het goed, dat in de natuur zelf spontane kruising tusschen verschillende rassen voorkomt; daardoor wordt ons vanzelf materiaal in handen gegeven voor onderzoek der erfelijke factoren. Weliswaar is dan slechts één van de ouders, de moederplant, met zekerheid bekend, maar in vele gevallen is met eenige waarschijnlijkheid het vaderras wel aan te wijzen, en in andere is het onverschillig te weten welk vaderras aanleiding heeft gegeven tot het optreden van zulk een spontane hybride; wanneer nl. uit het onderzoek blijkt, dat de vaderplant een witzadige was, dan volgt hieruit onmiddellijk de onzekerheid omtrent de overige kleur-factoren der zaadhuid, omdat tot eenzelfde witzadig boonenras individuen kunnen behoren van zeer uiteenlopende genotypische constitutie. Die weg, de analyse van een spontane boonenhybride, is ingeslagen door KAJANUS (1914), LUNDBERG en ÅKERMAN (1917),



TJEBBES en KOOIMAN (1919). Zulk een analyse is slechts volledig, indien alle zaden der door spontane bastaardeering ontstane plant uitgezaaid worden, en zodoende over de geheele  $F_2$ - en volgende generaties beschikt wordt; alleen LUNDBERG en ÅKERMAN hebben op die wijze gewerkt, terwijl zoowel KAJANUS als TJEBBES en KOOIMAN uitgegaan zijn van een zaad, ontstaan op een  $F_1$ -plant, dus van een  $F_2$ -plant. Dit behoeft nu geen bezwaar te zijn, temeer waar bij een eenigszins ingewikkelde bastaardeering de  $F_2$ -generatie te klein is, om een duidelijk beeld van de splitsing te geven, maar daartegenover staat, dat het onderzoek der nakomelingen van één  $F_2$ -plant ons voor groote en eigenaardige moeilijkheden kan plaatsen. Ten eerste kan zoo'n nakomelingschap geheel uniform zijn, en dan leert ze ons omtrent het complex van erfelijke eigenschappen der ouders niets, maar bovendien ook is het mogelijk, dat dit onderzochte gedeelte der  $F_3$ -generatie geen enkelen factor met de moederplant, de eenige bekende der ouderplanten, gemeen heeft. Dat kan bij het uitwerken der erfelijke structuurformules ons op een dwaalspoor brengen. Daarom lijkt het mij in alle opzichten gewenscht, indien de gelegenheid daartoe bestaat, de geheele groep van  $F_2$  planten op te kweken, en van alle de verdere generaties te winnen, en het analyse-materiaal zodoende zoo ruim mogelijk te maken.

In het volgende is een onderzoek beschreven, dat voorloopig alleen op de zaadhuidkleuren betrekking heeft, maar waaraan, naar ik hoop, later een bewerking van vormen en gewichten der zaden en van enkele eigenschappen der volwassen planten zal kunnen toegevoegd worden.

In een cultuur van kievitsstamboonen werd in het najaar van 1917 een plant aangetroffen, welke sterk verschilde van het ouderas in kleur van zaadhuid. Het lichtchamois van den ondergrond der kievitsstamboonen (CC 103A uit de Code des couleurs van KLINCKSIECK ET VALETTE) was vervangen door een leverkleurig bruin (CC 152); de violette streping (CC 52) door een loodblauwe (CC 453). Zooals de kievitsstamboonen twee typen van zaden vormde: chamoisondergrond met enkele violette strepen en chamois-ondergrond met een overheerschend violet netwerk, zoo had ook

deze plant twee typen van zaden, al naar het overheerschen der blauwe kleur (groep a) of der bruine kleur (groep b). Het zaad dezer afwijkende plant werd mij afgestaan door Prof. H. MAYER GMELIN te Wageningen. In April 1918 werden de zaden voor-gekiemd in een kouden bak en twee weken later op het vrije veld uitgeplant. In het geheel werden zodoende verkregen van 27 zaden van groep a 21 volwassen planten, van 79 zaden van groep b 59 volwassen planten, Totaal dus een  $F_2$ -generatie van 80 individuen, waarvan de zaadkleur op hun beurt kon bepaald worden. Teneinde een zekere factorenanalyse ook met behulp der  $F_3$ -generatie mogelijk te maken, werden alle planten onder gazen kooien gehouden, die een zelfbestuiving afdoende verzekerden. Het op die  $F_2$ -planten gewonnen zaad werd in April 1919 in een bak uitgelegd en in Mei buiten uitgeplant waaruit de volledige  $F_3$ -generatie met de daarbij behoorende zaden verkregen werd. Bij de bewerking der resultaten ten opzichte van de kleuren der zaadhuid werd niet het minste verschil gevonden tusschen de boven als groepen a en b aangeduide verschillende typen; in het volgende zullen beide groepen dan ook samengenomen worden. De beoordeeling dezer kleuren was lang niet altijd gemakkelijk, daar natuurlijk hierbij modificaties door verschil in rijping en verschil in ouderdom der boonen sterk van invloed waren. Daarom heb ik gemeend verdere opgaven van het nummer uit de Code des couleurs wel achterwege te kunnen laten; dit zou slechts een schijn van objectiviteit wekken, die in werkelijkheid toch niet te bereiken was.

De kleurbeschrijving der  $F_2$  zaden was als volgt:

1918. 75.	gezaaid 1919 als	1918. 75.	gezaaid 1919 als
1. donkerbruin effen	509	10. grijsbr. m. bl. str.	518
2. grijsbr. m. blauwe str.	510	11. blauwbr. m. bl. str.	519
3. wit	511	12. marmerviol. m. bl. str.	520
4. wit	512	13. marmerviol. m. bl. str.	521
5. wit	513	14. leverbr. m. bl. str.	522
6. donkerbruin effen	514	15. geelbr. m. viol. str.	523
7. grijsbr. m. bl. strepen	515	16. donkerbruin effen	524
8. blauwbr. m. bl. strepen	516	17. chamois effen	525
9. marmerviol. m. bl. str.	517	18. wit	526

1918.75.	gezaaid 1919 als	1918.75.	gezaaid 1919 als
19.	geelbruin effen 527	50.	wit 558
20.	wit 528	51.	wit 559
21.	marmerviol. m. bl. str. 529	52.	leverbr. m. bl. strepen 560
22.	leverbruin effen 530	53.	wit 561
23.	leverbr. m. bl. str. 531	54.	blauwbruin effen 562
24.	blauwbr. m. bl. str. 532	55.	blauwbruin effen 563
25.	marmerviol. m. viol. str. 533	56.	grijsbruin effen 564
26.	leverbr. m. bl. str. 534	57.	wit 565
27.	donkerbr. m. bl. str. 535	58.	leverbr. m. bl. str. 566
28.	wit 536	59.	wit 567
29.	chamois m. grijze str. 537	60.	leverbruin effen 568
30.	blauwbruin effen 538	61.	geelbruin effen 569
31.	geelbr m. grijze str 539	62.	wit 570
32.	wit 540	63.	donkerbr. m. bl. str. 571
33.	wit 541	64.	leverbr. m. bl. str. 572
34.	leverbr. m. bl. str. 542	65.	blauwbr. effen 573
35.	leverbr. m. bl. str. 543	66.	leverbruin effen 574
36.	wit 544	67.	marmerviol. m. bl. str. 575
37.	wit 545	68.	marmerviol. m. bl. str. 576
38.	chamois m. viol. str. 546	69.	donkerbr. m. bl. str. 577
39.	wit 547	70.	donkerbr. m. bl. str. 578
40.	marmerviol. m. bl. str. 548	71.	leverbr. m. bl. str. 579
41.	chamois m. violette str. 549	72.	marmerviol. m. bl. str. 580
42.	leverbr. m. viol. str. 550	73.	donkerbr. m. bl. str. 581
43.	geelbruin m. viol. str. 551	74.	geelbruin effen 582
44.	wit 552	75.	chamois m. viol. str. 583
45.	wit 553	76.	blauwbruin effen 584
46.	wit 554	77.	wit 585
47.	wit 555	78.	blauwbruin effen 586
48.	wit 556	79.	blauwbruin effen 587
49.	wit 557	80.	blauwbruin effen 588

Trachten we nu deze  $F_2$ -planten in een overzichtelijke groepeeringsamen te vatten, dan zouden we het volgende krijgen:

- A. Wit . . . . . 24  
 B. Gekleurd . . . . . 56

Ba. Effen gekleurd . . . . .	19
1. Chamois . . . . .	1
2. Geelbruin . . . . .	3
3. Grijsbruin . . . . .	1
4. Leverbruin . . . . .	3
5. Donkerbruin . . . . .	3
6. Blauwbruin . . . . .	8
Bb. Gestreept gekleurd. . . . .	37
1. Chamois met violette strepen . . . . .	3
2. Chamois met grijze strepen . . . . .	1
3. Geelbruin met violette strepen . . . . .	2
4. Geelbruin met grijze strepen . . . . .	1
5. Marmerviolet met violette strepen . . . . .	1
6. Marmerviolet met blauwe strepen . . . . .	8
7. Grijsbruin met blauwe strepen . . . . .	3
8. Leverbruin met violette strepen . . . . .	1
9. Donker- en leverbruin met blauwe strepen . . . . .	14
10. Blauwbruin met blauwe strepen . . . . .	3

Het eenige resultaat, dat uit deze splitsende  $F_2$  generatie af te leiden was, was de splitsing in gekleurd: wit en in gestreept gekleurd: effen gekleurd, die beide naar het schema 3:1 schijnen te verlopen. Immers hun werkelijke verhoudingsgetallen met de daarbij behorende standaardafwijkingen waren:

gekleurd: wit 56:24 of  $2.80 \pm 0.19:1.20 \pm 0.19$

gestreept: effen 37:19 of  $2.65 \pm 0.23:1.35 \pm 0.23$ .

In aanmerking genomen de waarschijnlijkheidsgrens, die ongeveer driemaal de standaardafwijking is, zijn deze verhoudingen dus als vrijwel voldoende te beschouwen; daarbij komt nog, dat onder de effengekleurde boonen er zeer vermoedelijk zijn, die eigenlijk gestreept moesten zijn, maar phaenotypisch tot de effen groep gerekend worden. De oorzaak hiervan zullen we later leeren kennen.

Voor de overige factorenanalyse is echter de splitsing der  $F_2$  generatie weinig zeggend, wat ook bij een verdeling van 19 individuen over 6 phaenotypische groepen en van 37 individuen over 10 groepen niet anders te verwachten is. De eenige gevolg rekking, waartoe deze generatie aanleiding geeft is, dat beide ouders verschilden en dientengevolge de ontstane hybride heterozygoot was

in twee factoren, nl. een factor P (pigment), die noodzakelijk is voor het totstandkomen van kleur; PP- en Pp-vormen zijn gekleurd, terwijl alle pp-individueen wit zijn en een factor S (streping), die homo en heterozygoot streping veroorzaakt, en wiens ontbreken gelijkmatige verdeling der kleurstof tengevolge heeft. SS- en Ss-planten zijn dus gestreept, ss-individueen effen gekleurd. Deze factor S oefent alleen zijn invloed uit, als bepaalde kleuren aanwezig zijn. In hoeverre deze en de in het volgende aangenomen factoren ook door andere onderzoekers gevonden zijn, zullen we in een overzicht aan het slot zien.

De kleurbeschrijving der  $F_3$ -zaden gaf de volgende resultaten:

#### A. WITZADIGE $F_2$ -FAMILIES.

Alle nakomelingen der witzadige  $F_2$ -planten, totaal 24 families met 617 individuen, waren zonder eenige uitzondering weer witzadig, wat verwacht mocht worden. Het waren de families, gekweekt als:

Familie 1919.	511	512	513	526	528	536	540	541	544	545	547	552	553	554	555
Aantal planten	22	15	20	27	37	19	28	25	37	34	27	34	19	26	15
	556	557	558	559	561	565	567	570	585						
	31	12	28	15	12	33	54	30	17						

#### Ba EFFENGEKLEURDE $F_2$ -FAMILIES.

In één opzicht waren alle tot deze families behorende individuen homozygoot: alle door hen gevormde zaden waren effengekleurd, wat met de recessieve natuur van de effenkleuring in overeenstemming is. Daarop werd geen uitzondering gemaakt door de SS- en Ss-families, die geen blauw of violet in hun zaadhuid hadden, aangezien ook de andere kleuren, zooals blijken zal, recessief zijn tegenover deze beide. Overigens gedroegen zich deze families natuurlijk onderling zeer verschillend, al naar de phaenotypische groep, waartoe ze behoorden, terwijl ook verschil bleek te bestaan tusschen een aantal  $F_3$ -families, afkomstig van phaenotypisch gelijke  $F_2$ -planten. We zullen de phaenotypisch verschillende familiegroepen afzonderlijk bespreken, door in een tabellarisch overzicht de splitsingsresultaten samen te vatten:

## Ba1. Chamois effen. 1 Familie.

1919	totaal	chamois	wit	splitsingschema	theoretische verh.	verm. form.
525	19	15	4	3 : 1	14.25 : 4.75	Pp

## Ba2. Geelbruin effen. 3 Families.

1919	totaal	geelbruin	chamois	wit	spl. schema	theoret. verh.	verm. form.
527	45	33	—	12	3 : 1	33.75 : 11.25	PpGG
569	27	27	—	—	—	27 : 0	PPGG
582	29	21	8	—	3 : 1	21.75 : 7.25	PPGg

Bij deze laatste familie moet opgemerkt worden, dat het den schijn had, alsof van de 21 geelbruine individuen er 6 iets donkerder waren dan de overigen; is dit juist, dan was de splitsing dus 6:15:8 of naar het schema 1:2:1.

## Ba3. Grijsbruin effen. 1 Familie.

1919	totaal	grijsbruin	geelbruin	wit	spl. schema	theor. verh.	verm. form.
564	59	34	10	15	9 : 3 : 4	33.19 : 11.06 : 14.75	PpGGGgr

## Ba4. Leverbruin effen. 3 Families.

1919	totaal	donker- en leverbr.	geelbr.	violet	chamois	wit	spl. schema	theor. verh.
530	50	28	8	—	—	14	9 : 3 : 4	28.13 : 9.37 : 12.5
568	43	25	2	5	—	11	36 : 3 : 9 : 16	24.18 : 2.02 : 6.05 : 10.75
574	42	16	7	—	8	11	27 : 9 : 12 : 16	17.72 : 5.90 : 7.8 : 10.50

Vermoedelijk formules resp. PpGGLl; PpGGLl; PpGgLi.

Indien de scheiding tusschen donker- en leverbruin, die door de modificeerbaarheid zeer moeilijk door te voeren was, zoo objectief mogelijk betracht werd, dan zouden de groepen van 28, 25 en 16 donker- en leverbruin moeten gesplitst worden in 8d en 20l; 9d en 16l; 6d en 10l; dus bijna overal een splitsing in 1d : 21 (0.85 : 2.15; 1.08 : 1.92; 1.125 : 1.875).

## Ba5. Donkerbruin effen. 3 Families.

1919	totaal	donkerbr.	leverbr.	violet	chamois	wit	spl. schema	theor. verh.
509	17	13	—	—	—	4	3:1	12.75:4.25
514	20	4	9	1	6	—	36:9:16:3*	11.25:2.81:5:0.94
524	25	16	—	—	—	9	3:1	18.75:6.25

Vermoedelijk formules resp. PpGGLL; PPGgVvLl; PpGGLL.

Uit de splitsing van familie 514 in donkerbruin en leverbruin blijkt, dat vermoedelijk het zaad van 1918.75.6, waaruit die familie is opgekweekt, ten onrechte als donkerbruin werd beschreven; aangezien het meest waarschijnlijke is, zooals hieronder nader besproken zal worden, dat donkerbruin de homozygote vorm van leverbruin is, had deze beschrijving moeten luiden „leverbruin”. Bovendien ontbreekt in deze splitsing de geelbruine vorm, die theoretisch in de verhouding 3 op 64 (boven met \* aangegeven), dus ten getale van 0.94 had moeten optreden.

## Ba6. Blauwbruin effen. 8 Families.

1919	t.	bb.	vb.	grv.	grb.	grbr.	db.	lb.	gb.	ch.	wit.	spl. schema	theoret. verh.
538	29	22	7	..	..	..	..	..	..	..	..	3:1	21.75:7.25
562	69	15	3	..	..	12	4	8	3	9	15	?	?
563	18	10	1	..	..	..	1	4	2	..	..	?	?
573	34	21	..	7	4	2	..	..	..	..	..	9:3:3:1	19.13:6.37:6.37:1.13
584	39	19	8	..	..	..	..	..	12	..	..	9:3:4	21.19:7.06:9.75
586	54	20	..	..	..	6	5	8	..	2	13	?	?
587	36	16	9	..	..	4	..	..	5	2	..	?	?
588	49	35	14	..	..	..	..	..	..	..	..	3:1	36.75:12.25

De afkortingen hierin beteekenen: t — totaal; bb — blauwbruin; vb — violetbruin; grv — grijsviolet; grb — grijsblauwbruin; grbr — grijsbruin; db — donkerbruin; lb — leverbruin; gb — geelbruin; ch — chamois.

De splitsingen der families 562, 563, 586 en 587 zijn in verhouding tot den beperkten omvang der families zelf te ingewikkeld om zelfs maar eenige zekerheid te geven omtrent de genotypische constituties der ouderplanten. Als vermoedelijke formules dezer families zijn hier die aangegeven, welker analyses het meest aan de waargenomen splitsingen zouden beantwoorden; van enkele der

daarin genoemde factoren is de aanwezigheid voldoende zeker te bepalen, van andere echter min of meer problematisch. De vermoedelijke formules dezer groep zijn: 538 PPGGVVBb; 562 PpGgLIGrGrVvBb ?; 563 PPGgLIvVbB ?; 573 PPGGGrGrVvBb; 584 PPGGVVBb; 586 PpGgLIGrGrBb ?; 587 PPGgGrVvBb ? en 588 PPGGVVBb.

De bewerking dezer zes familiegroepen, welke alle slechts effengekleurde zaden hadden, gaf tot de volgende conclusies aanleiding:

Uit Ba1 volgt, dat de kleuren chamois en wit in één factor verschillen, nl. in P. Planten met PP of Pp hebben chamois zaden (indien tenminste geen andere kleurfactoren aanwezig zijn), planten met pp hebben witte zaden.

Uit Ba2 volgt, dat P door een factor G geelbruin wordt; de formules zijn: PPGG constant geelbruin; PPGg splitst in 3 geelbruin: 1 chamois; PpGG splitst in 3 geelbruin: 1 wit, terwijl PpGg zal moeten splitsen in 9 geelbruin: 3 chamois: 4 wit.

Uit Ba3 valt af te leiden, dat een factor Gr de geelbruine kleur in grijsbruin omzet: PpGGGrGr splitste in 9 grijsbruin: 3 geelbruin: 4 wit.

Ba4 doet een factor L aan het licht komen, die geelbruin in leverbruin verandert; bovendien een factor V, die geelbruin in violet wijzigt. Hierbij is L epistatisch over factoren G en V, V alleen over G. Zeer vermoedelijk bestaat er verschil tusschen LL en Ll-vormen; de eersten zijn waarschijnlijk donkerbruin, de heterozygoten leverbruin. Dit wordt bevestigd door de families 509 en 524 van groep Ba5.

Uit Ba5 volgt, dat het vermoeden van Ba4: donkerbruin is de homozygote vorm van leverbruin, bevestigd wordt; dan is echter familie 514 in deze groep niet thuis, maar behoort tot Ba4. Was deze familie omvangrijker geweest dan zouden er ook een of meer geelbruine individuen moeten afgesplitst zijn.

Ba6 toont het bestaan van een B-factor, die violet in blauw verandert; deze factor is epistatisch over alle andere. Voorts blijkt hieruit, dat de factor Gr, welke geelbruin in grijsbruin verandert ook het violet beïnvloedt en tot grijsviolet maakt. Uit 586 schijnt te volgen, dat de aanwezigheid van V voor het totstandkomen van



blauwe kleur niet noodzakelijk is, en wellicht Gr hiervoor ook voldoende is.

### Bb. GESTREEPTGEKLEURDE F<sub>2</sub>-FAMILIES.

In tabellen samengevat geven deze families de volgende verhoudingen in hun nakomelingschappen te zien:

#### Bb1. Chamois met violette strepen. 3 Families.

1919	t.	ch. viol.	viol.	ch.	wit.	spl. schema	theor. verhouding	verm. form.
546	61	36	10	—	15	9:3:4	34.31:11.44:15.25	PpVVSs
549	23	13	4	6	—	9:3:4	12.94:4.31:5.75	PPVvSs
583	5	3	—	2	—	9:3:4	2.76:0.94:1.30	PPVvSs

Hierin beteekent: ch. viol. — chamois met violette strepen; viol. violet effen; ch. chamois effen. Indien familie 583 grooter van aantal was geweest, zouden vermoedelijk ook een of meer effen violette planten daarin opgetreden zijn.

#### Bb2. Chamois met grijze strepen. 1 Familie.

1919	t.	ch. gr.	ch. viol.	grv.	viol.	spl. schema.	theor. verhouding	verm. form.
537	33	24	7	5	3	9:3:3:1	21.92:7.32:7.32:2.44	PPVVGgrSs

Hierin beteekent: ch. gr. — chamois met grijze strepen; ch. viol. — chamois met violette strepen; grv. grijsviolet effen en viol. violet effen.

#### Bb3. Geelbruin met violette strepen. 2 Families.

1919	t.	gb. viol.	ch. viol.	gb.	ch.	wit	spl. schema	theoret. verhouding.
523	59	30	11	13	5	—	9:3:3:1	33.19:11.06:11.06:3.69
551	36	16	5	5	2	8	27:9:9:3:16	15.20:5.06:5.06:1.68:9

Vermoedelijke formules 523 PPVvGgSS en 551 PpVvGgSS.

Gb. viol. geelbruin met violette strepen; gb. geelbruin effen; ch. chamois effen.

#### Bb4. Geelbruin met grijze strepen. 1 Familie.

1919	t.	gb. gr.	grbr.	gb.	ch. gr.	gr. ch.	ch.	wit	spl. schema.
539	63	11	9	11	7	1	2	15	81:27:36:27:9:12:64
theoretische verh. 19.93:6.64:8.86:6.64:2.22:2.96:15.75									
vermoed. formule PpGgGrGrSs.									

Hierin beteekent: gb. gr. geelbruin met grijze strepen; grbr. — grijsbruin effen; gb. geelbruin effen; ch. gr. — chamois met grijze strepen; grch. — grijschamois effen; ch. chamois effen.

**Bb5. Marmerviolet met violette strepen. 1 Familie.**

1919	t.	mv. viol	ch. viol.	gb	ch. wit.	splitsingsschema.	verm form.
533	24	9	5	4	— 6	27:9:9:3:16	PpGgVvSS

Hierin beteekent: mv. viol. marmerviolet met violette strepen; ch. viol. chamois met violette strepen; gb. geelbruin effen; ch. chamois effen. Door den geringen omvang der familie is geen plant met chamois zaden, die te verwachten was, opgetreden.

**Bb6. Marmerviolet met blauwe strepen. 8 Families.**

1919	t.	mv. bl.	ch. bl.	ch. viol.	mv. gr.	grch. grv.	mv. grv.	grg. bl.	wit	spl. sch.
517	15	10	—	—	—	—	—	—	5	3:1
520	19	11	6	2	—	—	—	—	—	
521	17	13	—	4	—	—	—	—	—	
529	13	—	2	—	3	3	2	—	3	
548	35	8	4	—	11	2	—	2	8	
575	27	18	—	—	—	—	—	—	9	3:1
576	11	4	—	—	—	—	1	—	4	9:3:3:
580	17	2	—	—	5	3	—	—	7	

Vermoedelijke formules: 517 PpVVBbSS; 520 PPVvBbSS?; 521 PPVvBbSS?; 529 PpGrgrVvBbSs?; 548 PpGrgrVvBbSs?; 575 PpVVBbSS; 576 PpVVGrGrBbSS en 580 PpVVGrGrBbSS?

Hierin beteekent: mv. bl. marmerviolet met blauwe strepen; ch. bl. chamois met blauwe strepen; ch. viol. -- chamois met violette strepen; mv. gr. marmerviolet met grijze strepen; grch. grv. marmer grijschamois met grijsviolette strepen; mv. grv. marmerviolet met grijsviolette strepen; grg. bl. marmer grijsgeel met blauwe strepen.

**Bb7. Grijsbruin met blauwe strepen. 3 Families.**

1919	t.	gr. bl.	mv. bl.	ch. bl.	gr. viol.	ch. viol.	bl.	gr.	viol	ch.	wit	spl. sch.
510	15	11	—	—	—	—	—	—	—	—	4	3:1
515	52	14	4	3	4	1	9	2	1	1	13	?
518	31	14	6	3	—	—	6	2	—	—	—	36:9:3:12:3:1

Theor. verhouding: 510 11.25:3.75; 515?; 518 17.40:4.35:1.45:5.80:1.45:0.55.

Verm. form.: 510 PpGGGrGrVVBBSs; 515 PpGgGrGrVvBbSS;  
518 PPGGrGrVvBBSs.

Hierin beteekent: gr. bl. marmer grijsbruin met blauwe strepen;  
mv. bl. marmerviolet met blauwe strepen; ch. bl. chamois  
met blauwe strepen; gr. viol. marmer grijsbruin met violette  
strepen; ch. viol. chamois met violette strepen; bl. blauwbruin  
effen; gr. grijsbruin effen; viol. violet effen; ch. chamois effen.

Bb8. Leverbruin met violette strepen. 1 Familie.

1919	t.	lbr. viol.	gb. viol.	ch. viol.	lbr.	gb.	ch.	spl. schema.	theor. verh.
550	31	13	5	5	4	2	2	27:9:12:9:3:4	13.05:4.35:5.85:4.35:1.45:1.95
verm. for. PPGgLiVvSS.									

De strepenfactor S is hier weer in de bruine en chamois boonen  
kryptomeer aanwezig.

Bb9. Leverbruin en donkerbruin met blauwe strepen. 14 Families.

1919	t.	l. bl.	m. bl.	g. bl.	c. bl.	l. v.	g. v.	c. v.	bl. viol.	l.	g.	c.	wit.	verm. form.
522	36	8	5	2	—	—	—	5	11	1	2	2	—	PPGGLiVVBbSs
531	19	9	3	—	—	—	—	—	4	—	3	—	—	PPGGLiVVBbSs
534	28	12	—	5	4	—	—	—	—	—	—	—	7	PpGg ?
535	37	15	—	3	2	—	—	2	—	—	4	—	9	Pp ?
542	21	9	2	—	2	—	—	—	—	—	4	—	4	Pp ?
543	24	9	4	—	1	—	—	—	9	—	1	—	—	?
560	30	7	4	3	3	4	2	1	—	—	—	—	6	PpGgLiVVBbSS
566	27	14	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	5	PpGgLiVvBbSS
571	50	12	—	—	9	8	7	5	—	—	7	1	1	?
572	31	11	—	4	—	—	—	—	—	—	9	3	—	?
577	33	7	4	—	3	—	—	—	12	—	5	2	—	?
578	23	13	3	—	5	—	—	—	—	—	2	—	—	?
579	50	17	2	4	7	—	—	—	11	—	3	—	—	?
581	29	12	5	—	6	—	—	—	5	1	—	6	—	?

Hierin beteekent: l. bl. - leverbruin met blauwe strepen; m. bl.  
marmerviolet met blauwe strepen; g. bl. geelbruin met blauwe  
strepen; c. bl. - chamois met blauwe strepen; l. v. leverbruin  
met violette strepen; g. v. - geelbruin met violette strepen; c. v. -  
chamois met violette strepen; bl. - blauwbruin effen; viol. - violet-  
bruin effen; l. - leverbruin effen; g. - geelbruin effen; c. - chamois

effen. Van verreweg de meeste splitsingen zijn de vermoedelijke formules zelfs bij benadering niet op te geven.

Bb10. Blauwbruin met blauwe strepen. 3 Families.

1919	t.	bl. bl.	gr. bl.	l. bl.	g. bl.	c. bl.	bl.	gr.	l.	g.	o.	wit	verm formules.
516	29	8	3	—	—	2	4	2	—	—	2	8	PpGrgrBbSs
519	23	9	5	—	—	3	—	—	—	—	—	6	PpGrgrBbSS
532	36	14	—	8	4	—	6	—	3	1	—	—	PPGGLlBbSs

Hierin beteekent: bl. bl. blauwbruin met blauwe strepen; gr. bl. grijsbruin met blauwe strepen; l. bl. leverbruin met blauwe strepen; g. bl. — geelbruin met blauwe strepen; c. bl. — chamois met blauwe strepen; bl. — blauwbruin effen; gr. grijsbruin effen; l. leverbruin effen; g. geelbruin effen; c. chamois effen.

Uit de analyses der gestreepte families kunnen we deze gevolgtrekkingen maken:

Bb1 toont ons het bestaan van een strepenfactor S, die de violette kleur in strepen kan verdeelen; ss geeft dan effengekleurde violette zaden.

Bb2 bewijst, dat deze S-factor ook inwerkt op de grijze kleur, die door Gr veroorzaakt wordt.

Bb3 laat zien, dat de S-factor niet inwerkt op geelbruin en op chamois, dus in deze boonen kryptomeer aanwezig zijn kan. We moeten hier aannemen, dat beide families homozygoot waren voor S, want anders zouden er als in families 546 en 549 effen violette zaden moeten zijn opgetreden en wel in een verhouding 36 van de 256.

Ook Bb4 toont de werking van S op de grijsfactor.

Bb5 en Bb6 maken ons bekend met een tweeden vorm van vlekking, die niet met de streping verward mag worden. Toch schijnt er een nauwe samenhang tusschen beide te zijn. S verdeelt de blauwe en violette kleur in de bovenlagen tot strepen en laat zodoende een ondergrond te voorschijn komen, die chamois, geelbruin, leverbruin, grijs, violet of blauwbruin kan zijn. Is deze ondergrond chamois, geel of leverbruin, dan is hij steeds op zichzelf effen; is de ondergrond echter violet of grijs, dan is hij gemarmerd en geeft de zaadhuid dus twee typen van vlekking over elkaar heen te zien: streping en marmering van den ondergrond. Beide schijnen door denzelfden S-factor veroorzaakt te zijn, of in ieder geval absoluut gekoppeld; immers we treffen nooit boonen aan met een effen violetten ondergrond, met blauwe streping, daar dan ook steeds de ondergrond

gemarmerd is; evenmin zijn in mijn cultures gemarmerd violette boonen zonder streping opgetreden. Daaruit volgt, dat streping steeds, indien er nog violet in den ondergrond aanwezig is, marmering meebrengt. De getallenverhoudingen zijn echter te ingewikkeld en de aantallen te klein, om dit vermoeden tot zekerheid te maken.

Uit Bb7 volgt, dat de S-factor op een grijzen ondergrond ook inwerkt en dezen gemarmerd maakt.

Bb8 is een splitsing van de zeldzame combinatie leverbruin met violette strepen; waaruit weer blijkt, dat S kryptomeer in leverbruine, geelbruine en chamois boonen kan aanwezig zijn, omdat hier anders effen violette hadden moeten optreden, terwijl bovendien deze splitsing nog aanwijst, dat S een leverbruinen ondergrond onveranderd laat. Ditzelfde wordt bewezen door de groep Bb9, waarin weer alleen marmerviolette ondergronden voorkomen, maar niets anders dan effen-leverbruine, effen-geelbruine en effen-chamois ondergronden. Meestal zijn deze splitsingen te ingewikkeld om bij zoo kleine getallen duidelijk geanalyseerd te worden; zoo heeft het den schijn, alsof in familie 566 een koppeling zou voorhanden zijn tusschen P, V en S en aan den anderen kant tusschen G, L, B en S. De splitsing in 14 leverbruine blauwgestrepte, 8 chamois-violetgestrepte en 5 witte wijst hierop wellicht. Zekere gevolgtrekkingen laten zich hieruit echter niet afleiden. Tenslotte geeft Bb10 aanwijzingen over het totstandkomen van een blauwen ondergrond. Van de groep Bb7 bijv. onderscheiden zich deze drie families door het ontbreken van alle V-factoren; van de niet-violetafsplitssende uit groep Bb9 door de aanwezigheid van Gr-factoren. Vermoedelijk komt dus de blauwachtige ondergrond tot stand door samenwerking van B en Gr-factoren, onder afwezigheid van V.

Samenvattend vinden we dus een verklaring voor de in deze geanalyseerde boonenhybride voorkomende splitsingen door het aannemen van de volgende factoren, die de kleuren van de zaadhuid beïnvloeden:

1. P grondfactor voor het tot stand komen van kleur; op zichzelf geeft deze factor aanleiding tot een chamois-kleur; zijn afwezigheid veroorzaakt witte zaadkleur, onafhankelijk van de eventuele aanwezigheid van andere kleurfactoren.

2. G factor voor geelbruine kleur der boonen, die de chamois-kleur van P omzet in geelbruin.

3. L factor voor leverbruine kleur; deze zet de geelbruine kleur om in leverbruin, en is in homozygoten toestand donkerder van tint, als donkerbruin te kenschetsen.

4. V factor, waardoor chamois in violetchamois, geelbruin in violetbruin veranderd wordt; L is epistatisch over V en in Ll of LL-vormen is dus de aanwezigheid van V niet waar te nemen.

5. Gr factor voor grijze kleur; deze zet de chamois-kleur om in grijs-chamois, geelbruin in grijsbruin en violet in grijsviolet.

6. B factor, die violet in blauw verandert; deze B-factor overdekt alle andere factoren.

7. S factor, waardoor blauw, violet en grijs in de bovenlagen tot strepen beperkt wordt; daardoor komt een ondergrond tevoorschijn, die chamois, geel, leverbruin, grijs, violet of blauwbruin zijn kan. Is deze ondergrond violet of grijs, dan werkt S ook daarop in en maakt dit tot gemarmerd zoodat de zaadhuid dan twee typen van vlekking te zien geeft: streping en marmering van den ondergrond; de overige kleuren blijven als ondergrond effen. Deze S-factor kan kryptomeer in chamois, geelbruine en leverbruine zaden aanwezig zijn, maar zich niet uiten omdat alleen blauw, violet en grijs daaraan onderworpen zijn.

Wellicht kunnen tusschen enkele van deze factoren koppelingen bestaan zooals misschien het geval is tusschen P, V en S eenerzijds en G, L, B en S anderzijds. Dit is des te meer opvallend, omdat nu uit de aanwezigheid der verschillende factoren afgeleid kan worden, dat de formule voor het moederras, de kievitsstam-boon, moet geweest zijn PPVVSS en voor de witte vaderplant ppGGGrGrvvLLBBss.

Trachten we nu tenslotte de in het bovenstaande gevonden factoren voor zaadhuidkleur bij boonen te vergelijken met wat door vroegere onderzoekers daaromtrent gevonden was:

P is reeds in de eerste publicaties van EMERSON (1904) als A aangeduid, evenzoo door TSCHERMAK, later door SHULL als P, door TJEBBES en KOOIMAN als F en door SHAW en NORTON als P. Prioriteitshalve zou deze factor, waarvan het bestaan nu wel voldoende vaststaat met EMERSON als A aangeduid moeten worden. Omtrent de werking van dezen factor bestaat geen afdoende zekerheid; zonder zijn aanwezigheid is de zaadhuid wit, maar met zijn aanwezigheid zonder medewerking van andere factoren zou volgens

EMERSON (1909b) en TJEBBES en KOOIMAN (1919 p. 322) de zaadhuid eveneens ongekleurd zijn. Ik geloof, dat dit niet juist is en dat de P-factor op zichzelf een chamoiskleur veroorzaakt; in geen enkele witaflplitsende familie heb ik een onverklaarbaar teveel aan wit gevonden; bovendien is de familie 525, die in 15 chamois: 4 wit (3:1) splitste wel eenigszins een argument voor mijn opvatting.

De identificatie der kleurfactoren is overigens zonder nauwkeurige vergelijking van het proefmateriaal niet zoo eenvoudig; de geelfactor G is vermoedelijk dezelfde als TSCHERMAK's factor C, TJEBBES en KOOIMAN B, LUNDBERG en ÅKERMAN G, SHAW en NORTON C en zou dus prioriteitshalve C genoemd worden; de factor L voor leverbruin is wellicht de F van SHAW en NORTON, de C van LUNDBERG en ÅKERMAN (*chokladfärgade frön*). Alleen is hierbij verschil ten opzichte van de verhouding tusschen G en L en tusschen G en C van LUNDBERG en ÅKERMAN. Mijn factor L werkt vermoedelijk niet als G niet aanwezig is, terwijl C van LUNDBERG en ÅKERMAN op zichzelf reeds chocoladekleur veroorzaakt, in samenwerking met G echter donkerbruine (*mörkbruna*) zaden geeft.

De aangenomen V-factor schijnt dezelfde te zijn als de B van TSCHERMAK; misschien ook de E van SHAW en NORTON; het lijkt me echter beter hier ter onderscheiding van den blauwfactor B de V te behouden.

Een Gr-factor, als mij ter verklaring van enkele splitsingen noodig leek, heb ik bij geen der vorige onderzoekers aangetroffen.

Misschien is de B-factor, die de blauwkleuring veroorzaakt, dezelfde als de B van SHULL, de BC-combinatie van TSCHERMAK, de G van SHAW en NORTON en de Z-factor van TJEBBES en KOOIMAN. Ik ben hiervan echter lang niet zeker, omdat ik nooit een zuiver zwarte kleur heb kunnen waarnemen, zooals ze toch van verschillende rassen bekend is, maar steeds, ook in de nu overjarige  $F_1$  en  $F_2$ -boonen nog een blauwe tint in de streping meen te moeten zien.

De factor S voor streping is door bijna alle onderzoekers (TSCHERMAK, TJEBBES en KOOIMAN) zoo genoemd; alleen EMERSON (1909a) en SHAW en NORTON meenen hier twee factoren Y en Z te kunnen onderscheiden, die ieder op zichzelf in effengekleurde boonen voorkomen kunnen, maar alleen samen en dan steeds streping veroorzaken (*mottling*). Toch schijnt mij de zaak anders te liggen; zooals reeds boven uiteengezet, meen ik uit mijn splitsingen te moeten afleiden, dat S kryptomeer in chamois, geelbruine

en leverbruine boonen aanwezig zijn kan en zich alleen kan uiten, indien Gr, V of B aanwezig zijn. Is dit juist, dan zal wellicht de splitsing van de kruising bruine boon kievitsboon van TJEBSSEN en KOOIMAN, alsmede het optreden van motting door kruising van twee effen vormen in het werk van SHAW en NORTON anders verklaard moeten worden.

#### Résumé.

Parmi un nombre de plantes du Haricot de Prague marbré nain, récoltées en automne 1917, on rencontra une plante dont la couleur des graines fut couleur de foie à rayures bleues au lieu de chamois strié violet. Ces graines qui s'étaient formées sur une plante  $F_1$  d'un hybride spontané qui a dû naître en 1916, renfermaient les jeunes plantes  $F_2$ . On les cultiva en 1918 sous autopollinisation et on en obtint des graines qui formèrent en 1919 la génération  $F_3$ . L'analyse de ces générations  $F_2$  et  $F_3$  d'après la couleur du tégument donna lieu à rédiger une table de sept facteurs génotypiques:

1. P facteur fondamental, causant la couleur en général: seul, ce facteur cause une couleur chamois, son absence rend le tégument blanc, s'il y ait d'autres facteurs causant une couleur ou non.

2. G facteur causant la couleur ocre-clair des graines et qui change alors le chamois en ocre-clair.

3. I. facteur pour la couleur brun-foie, changeant ocre-clair en brun-foie et qui dans un état homozygote est à peu près brun-foncé.

4. V facteur changeant chamois en chamois-violet et ocre-clair en brun-violet. Le facteur L est épistatique sur V, aussi on ne saurait constater la présence de V dans les formes Ll ou LL.

5. Gr facteur pour la couleur gris, changeant chamois en gris-chamois et ocre-clair en brun-grisâtre, violet en gris-violet.

6. B facteur, changeant violet en bleu. Ce facteur-ci couvre tous les autres facteurs.

7. S facteur, qui restreint le bleu, violet et gris dans les rayures des couches supérieures. C'est par là qu'on voit le fond chamois, ocre-clair, brun-foie, gris-violet ou brun-bleuâtre. Ce fond est-il violet, ou gris, S y exerce aussi son influence et rend ce violet marbré de sorte que le tégument alors présente deux types de fond taches: des rayures et des marbrures. Le reste des couleurs sont toujours tout uni comme fond. Ce facteur S peut-être présent en état cryptomère dans les graines chamois, ocre-clair et brun-foie,



mais là il ne pourra se manifester vu qu'il n'exerce son influence que sur bleu, violet et gris.

Probablement il y aura des corrélations entre quelques-uns de ces facteurs, comme c'est peut-être le cas entre P, V et S d'une part et G, L, B et S d'autre part. Ceci est d'autant plus frappant qu'on pourra conclure de la présence des divers facteurs que la formule de la race-mère, le haricot de Prague marbré nain, doit avoir été PPVVSS et pour la plante paternelle (blanche) ppGGgRgRvvLLBBss.

Enfin on a examiné lesquels de ces facteurs ont été déjà attestés par d'autres recherches, on les identifie autant que possible avec ces facteurs-là. Ensuite en raison de priorité on indique quelques facteurs par d'autres lettres, qu'on ne faisait en constatant la première fois les résultats de l'hybridisation: P sera changé en A; G probablement en C; L peut-être en F et B en Z. Cette identification n'est certaine que pour P avec A et S avec S des autres expérimentateurs.

#### LITTERATUUR.

- DENAÏFFE, z. j. Les Haricots. (Paris, Librairie horticole, 493 pp. 10 tab; ill.)
- EMERSON, R. A., 1904. Heredity in Bean Hybrids. (17 th. Ann. Rept. Nebr. Agr. Expt. Sta. p. 33—68).
- EMERSON, R. A., 1909a. Factors for mottling in beans. (Ann. Rept. Am. Breeders Ass. V. p. 368—376).
- EMERSON, R. A., 1909b. Inheritance of color in the seeds of the common bean. (22d Ann. Rept. Nebr. Agr. Expt. Stat. p. 67—101).
- KAJANUS, B., 1914. Zur Genetik der Samen von *Phaseolus vulgaris* (Zschr. f. Pflanzenz. II. p. 377—388).
- LUNDBERG, J. F., och A. AKERMAN, 1917. Jakttagelser rörande fröfärgen hos avkommen av en spontan korsning mellan tvenne former av *Phaseolus vulgaris* (Sveriges Utsädesförening Tidskrift, XXVII, 1917. p. 115—121).
- SHAW, J. K. and J. B. NORTON, 1918. The inheritance of seed coat colours in garden beans. (Mass. Agr. Expt. Stat. Bulletin 185. 1918. p. 59—104).
- SHULL, G. H., 1908. A new mendelian ratio and several types of latency (Amer. Naturalist. XLII. p. 433—451).
- TJEBBES, K. en H. N. KOOIMAN, 1919. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen. I en II (Genetica I. p. 323—346).
- TRACY, W. W. Jr., 1907. American varieties of garden beans. (U. S. Dept. Agr. Bur. Plantindustry. Bulletin 109, 173 pp. 24 pl).
- TSCHERMAK, E. VON, 1912. Bastardierungsversuche an Erbsen, Leukojen und Bohnen (Zschr. f. ind. Abst. Vererb. Lehre. VII. 1912. p. 81—234).

(Ingezonden: 20 Januari 1920.)

# DE POLYMERIETHEORIE GETOETST AAN DE ERFELIJKHEID VAN DEN HOOFDVORM

door G. P. FRETTS.

Polymerie noemt A. LANG (1911) de voorstelling, dat één eigenschap in de geslachtscellen bepaald wordt door eenige erfactoren, waarvan de werking wordt bijeengevoegd.

De polymeriehypothese is geformuleerd door NILSSON-EHLE (1909) op grond van de resultaten van zijn kweekproeven met granen. In een latere publicatie (1911, blz. 1—19) heeft hij deze opvattingen tot een polymerietheorie uitgewerkt.

NILSSON-EHLE meent, dat de erfelijkheid van een eigenschap bepaald kan zijn door eenige in dezelfde richting werkende factoren. Bij kruisingen van haver met zwarte en met witte bloeikaf vond NILSSON-EHLE in 9 gevallen in  $F_2$  zwarte en witte exemplaren volgens de splitsingscijfers 3 : 1, in 2 gevallen vond hij in  $F_2$  zwarte, grijze en witte exemplaren volgens de verhoudingsgetallen 12 : 3 : 1 en in één geval vond hij zwarte en witte exemplaren ongeveer volgens de verhoudingsgetallen 15 : 1. De cijfers van deze laatste kruising zijn dus een aanwijzing voor de aanwezigheid van twee factorenparen. Bovendien werden van  $F_2$  een aantal planten verder gekweekt en nu vond NILSSON-EHLE van 39 zwarte exemplaren weer zeer verschillende splitsingen in  $F_3$ . Zeventien planten leverden alleen zwarte nakomelingen, 11 splitsten volgens de splitsingscijfers 3 : 1 en 9 (of 11) volgens 15 : 1. Deze resultaten stemmen zeer goed overeen met de theoretische getallen 4 : 3 : 3, die men bij kruising van vormen met 2 factorenparen voor zwart verwachten moet voor de factorensamenstelling van de zwarte exemplaren.

NILSSON EHLE besluit dus, dat in dit onderzochte haverras de eigenschap der zwarte kleur van de bloeiwijze door 2 factoren bepaald wordt. Ook meent hij, dat de eene factor waarschijnlijk op

zichzelf een iets lichtere kleur geeft dan de andere. Dit is niet heelemaal zeker, omdat ook bij kruisingen van rassen, die de verhoudingsgetallen 3:1 geven, in  $F_2$  erfelijke schakeeringen van zwart verschijnen. Van constant zwarte  $F_2$  planten hebben er maar eenige een zoo diepzwarte kleur als de P-vorm (N.-E. 1909, p. 21). Sommige splitsen in meer en minder donker zwart. Van belang is nog, dat er rassen zijn, waar de zwarte kleur door één factor bepaald wordt, die zwarter zijn dan het ras, dat volgens de kruisingsresultaten 2 factoren voor de zwarte kleur heeft.

Van de 33 kruisingen met verschillende haverrassen, die NILSSON-EHLE onderzocht, was er slechts één, waar voor de verklaring van de kafkleur het aannemen van 2 erfactoren noodig was.

Ook bij kruisingen van verschillende aarkleur van tarwe vond NILSSON-EHLE een ras, dat volgens de verhoudingsgetallen 15:1 splitste. Bij vijftien verschillende kruisingen met dit ras vond NILSSON-EHLE steeds de splitsingscijfers 15:1.  $F_3$  werd in dit geval niet gekweekt.

Voor de roode korrelkleur van tarwe vond NILSSON-EHLE voor een ras waarschijnlijk drie erfeenheden.  $F_3$  werd gekweekt. De factoren toonden ook hier onderling weinig verschil. Van de  $F_3$ -vormen, die volgens het schema 3:1 splitsten, — die dus maar één factor voor rood bevatten — waren er, die in kleurintensiteit vrij wel overeenkwamen met den P-vorm, ook, die wat bleeker waren. Dus aan een bepaalde korrel is het niet met zekerheid te zien, of er 3 factoren aanwezig zijn of slechts twee of een.

In één geval (1911 p. 24) vond NILSSON EHLE, dat een tarweras in verschillende kruisingen volgens de getalsverhoudingen 15:1 splitste, doch eenmaal volgens de cijfers 3:1. Hieruit blijkt dus, dat in dit als zuivere lijn geldende ras de twee rassen (biotypen) met 2 factoren en met 1 factor voor de korrelkleur aanwezig zijn.

Ook andere eigenschappen werden onderzocht. Zoo werden voor het ligulakenmerk van haver twee of drie factoren gevonden. Twee dier factoren geven ieder op zichzelf ook een volledige ligula. Bij de soort met 3 factoren is er waarschijnlijk een factor, die op zichzelf maar een kleine ligula geeft.

De polymerietheorie steunt dus vooral op twee gegevens van kweekproeven. In de eerste plaats, dat voor sommige eigenschappen de getalverhoudingen van de splitsing in  $F_2$  zijn 15:1 en in de

tweede plaats, dat  $F_3$  dan vormen blijkt te bezitten, die splitsen volgens de getalsverhoudingen 15:1 en 3:1. Deze twee belangrijke feiten voeren tot de aanname, dat van dergelijke eigenschappen de erfelijkheid door 2 factoren bepaald wordt. Ook de getalverhouding 63:1 is gevonden, waaruit de aanname van 3 factoren volgt.

In de polymerietheorie is verder opgenomen en op den voorgrond gebracht het feit, dat de polymere factoren weleens niet dezelfde werking hebben, doch dat b.v. een van haar een veel zwakkere werking heeft dan alle tezamen, zooals ze in den ouder-vorm voorkomen. Karakteristiek, zegt NILSSON-EHLE (1911 p. 3), voor de gelijkzinnige factoren is het, dat ze ieder op zichzelf ongeveer dezelfde of een weinig verschillende uiterlijke werking hebben en dat ze tezamen vaak een duidelijke cumulatieve werking uitoefenen, zoodat ze het voorkomen, de graad van de eigenschap versterken.

In dezen vorm is de polymerietheorie aangewend ter verklaring van de continue variabiliteit en der selectie.

A. LANG (1910, 1911) verklaarde zoo de resultaten van de proeven van CASTLE over de oorlengte van konijnen. Voor de erfelijke verschillen van de huidkleur bij den mensch neemt LANG twaalf erfeenheden aan (1911, p. 25). H. MAYER GMELIN (1917) vond bij kruisingen over de korrelkleur van tarwe 4114e x. rood:65 ex. wit, wat heel goed overeenkomt met de verwachting 63:1, als men 3 factoren aanneemt.  $F_3$  werd in dit geval echter niet gekweekt, zoodat geen inzicht in de verschillende genetische samenstelling van de roodkorrelige planten verkregen werd.

Belangrijk zijn de proeven van T. TAMMES (1911). T. TAMMES verrichtte kweekproeven bij vlas. Zij onderzocht o.a. uitvoerig de erfelijkheid van de lengte en van de breedte van het zaad bij kruising van verschillende soorten van vlas. Zij beschikte daarbij over vlasoorten, waarvan de afmetingen van het zaad vrij veel verschillen. De  $F_1$  generatie bestond gewoonlijk uit een 20-tal planten, waarvan de zaadlengte onderling overeen kwam en die intermediair was ten opzichte van die van de ouders. De  $F_2$  generatie, die in de verschillende experimenten ongeveer 200 planten omvatte, vertoonde het beeld der continue variabiliteit; er waren planten met kleine, met middelmatig groote en met groote zaden. De afmetingen van de ouderzaden werden niet bereikt. In twee experi-

menten werd ook de  $F_3$  generatie gekweekt ten getale van 400 en 800 planten. Hier bleek, dat de  $F_2$  planten met kleine zaden ook in 't algemeen  $F_3$  planten met kleine zaden leverden, de planten met middelmatig groote zaden weer overeenkomstige  $F_3$  planten en ook de planten met groote zaden leverden in 't algemeen planten met groote zaden. In een geval werd uit de aankweek van een kleinzadige  $F_2$  plant in de  $F_3$  generatie een plant verkregen, waarvan de zaden een variabiliteits kromme vertoonden, die overeenkwam met die van de kleinzadige ouderplant. De meeste  $F_2$  planten gaven geen eenvormige nakomelingschap, doch gedroegen zich ongeveer als de geheele 2de generatie. Toch waren meestal de verschillen tusschen de uitersten van een kweekbed kleiner dan die tusschen de grootst- en de kleinstzadige vertegenwoordiger van de 2e generatie.

In één geval vond T. TAMMES een niet-uniforme  $F_1$  generatie; de verschillen hier bleken echter niet erfelijk.

Het onderzoek over de erfelijkheidsbeweging van de afmetingen van het bloemblad leverde overeenkomstige resultaten als over de afmetingen van het zaad. Bij een kruising werden in de  $F_2$  generatie enkele planten gevonden, die met de oudervormen overeenkwamen. Het onderzoek van de  $F_3$  generatie leverde echter den preciezen P-vorm niet op.

Ter verklaring van de erfelijkheidsbeweging bij de kruising van vlasrassen met verschillende lengte van het zaad neemt T. TAMMES 4 of 5 eenheden aan, die ieder dezelfde lengtevermeerdering geven. Voor de beteekenis van splitsing en polymere factoren is uit de proeven van T. TAMMES van belang: de uniformiteit van de  $F_1$  generatie, de grootere variabiliteit van de  $F_2$  generatie dan van de  $F_1$  generatie en het verschijnen een enkelen maal in  $F_2$  en vaker in  $F_3$  van een van de oudervormen, welke soms in volgende generaties vervolgd werden en constant bleken.<sup>1)</sup>

Het ligt voor de hand, om voor de verklaring van de erfelijkheid van den hoofdvorm ook van de polymerietheorie gebruik te maken.

Het onderzoek van den hoofdvorm, dat door mij verricht is, omvat 3500 waarnemingen bij 375 families, waarbij enkele met

<sup>1)</sup> Dit laatste volgens mededeeling per brief van Prof TAMMES.

4 grootouders. De hoofindex, dus de verhouding  $\frac{100 B}{L}$ , is daarbij als uitdrukking voor den hoofdvorm genomen.

Daar de hoofindex een samengestelde eigenschap is, die men door berekening verkrijgt, is voor het onderzoek van den hoofdvorm begonnen met het erfelijkheidsonderzoek van de beide hoofdafmetingen, de lengte en de breedte. De hoofdafmetingen toch zijn enkelvoudige eigenschappen, die men direct door meting leert kennen. En al worden ze door den hoofdvorm beïnvloed, dan behoeft dit niet de mogelijkheid in den weg te staan, dat ze zich in haar erfelijkheidsbeweging toch houden binnen de grenzen eener eigen variabiliteit. Wanneer nl. van de hoofdlangte, evenals van de andere hoofdafmetingen, de erfelijkheid bepaald is door eenige in dezelfde richting werkende factoren, waarbij de heterozygoten intermediair zijn, dan zijn de grenzen van de variabiliteit gegeven door de combinatiemogelijkheid van het aantal factoren. Dit zullen we nagaan.

NILSSON-EHLE vond in zijn proeven, waar hij 2 of 3 factoren voor de erfelijkheid van een eigenschap moest aannemen, dat de factoren onderling verschilden. LANG in zijn uiteenzetting der polymerietheorie (1910, p. 17) legt er den nadruk op, dat de vraag, of de polymere factoren dezelfde werking hebben of verschillend zijn, nog geheel onopgelost is. Voor meetbare eigenschappen (lengte, gewicht, enz.) acht LANG de eerste aanname niet waarschijnlijk. Bij de uitwerking van een voorbeeld neemt LANG een gelijke werking aan van de polymere factoren, maar behandelt ze toch als niet-identische zelfstandigheden, onderscheidt ze als  $L_1, L_2, L_3$  enz. Waar wij hier aannemen, dat de factoren ieder eenzelfde lengtevermeerdering geven en de beïnvloeding der lengte haar eenige functie is, terwijl we te doen hebben met een materiaal — een menschenpopulatie in Holland — van zeer verwante wezens, is er in ons geval meer reden, om er van uit te gaan, dat de erfactoren identisch zijn.

Of de factoren identisch of niet-identisch zijn, brengt een verschillende verklaringsmogelijkheid mee. Wanneer de factoren niet-identisch zijn, dus niet voor elkaar in de plaats kunnen treden, is de verklaringsmogelijkheid grooter. Zijn er tien niet-identische lengtefactoren  $L_1, L_2, L_3$  enz., dan geeft de kruising van bv.  $L_1 L_1 L_2 L_2 L_3 L_3$  en  $L_2 L_2 L_3 L_3 L_4 L_4$  de bastaard  $L_1 L_1 L_2 L_2 L_3 L_3 L_4 L_4$ ; heeft men met

identische factoren te doen, dan is de kruising van  $3 LL \times 3 LL$  eenvoudig ook  $3 LL$ . Wanneer de factoren verschillend zijn, zal door kruising vaker een factor in een vorm worden ingevoerd dan bij identische factoren.  $L_1 L_1 L_2 L_2 \times L_3 L_3$  geeft  $L_1 L_1 L_2 L_2 L_3 L_3$ ;  $2 LL \times LL$  echter geeft  $LLLL$ . Om een factor in te voeren bij identische factoren, heeft men een vorm nodig, die een factor meer bevat dan de uitgangsvorm, dus  $2 LL \times 3 LL = 2 LLLLL$ . (Zie ook blz. 129 en blz. 135.

NILSSON-EHLE, LANG e.a., die met niet-identische factoren werken, schrijven hun formules volledig op de wijze van de presence-absence theorie. Wanneer er dus voor een eigenschap 4 factoren worden aangenomen, wordt een vorm, waar maar 2 factoren aanwezig zijn, aldus geschreven  $L_1 L_1 L_2 L_2 L_3 L_3 L_4 L_4$ . De vorm kan ook zijn  $l_1 l_1 L_2 L_2 L_3 L_3 l_4 l_4$  e.a. Wanneer men identische factoren aanneemt, heeft deze schrijfwijze weinig zin. Wij volgen ze daarom niet en laten in de formules de homozygote afwezigen (de ll's) weg.

Hetaantal factoren, dat men voor de verklaring moet aannemen, richt zich naar het materiaal en naar de uiterste waarden, die ooit voor de onderzochte eigenschap zijn waargenomen. Wat het 2de punt betreft, in onderstaande tabel zijn eenige cijfers uit de anthropologische literatuur opgenomen:

UITERSTE GEVONDEN HOOFDAFMETINGEN.

NAAM V. D. ONDERZOEKER.	SCHEDELS.	HOOFDEN.	GROOTSTE L.	KLEINSTE L.	VARIATIE- BREEDTE DER LENGTE.	GROOTSTE B.	KLEINSTE B.	VARIATIE- BREEDTE DER BREEDTE.
Broca (1872)	2000		20.2(20.5)	16	4.2	16.3	12.2(12)	4.1
Retzius u. Fürst (1902)		45000	23 (27)	15	8	19.5	12.5	7
Mies u. Bartels (1904)	15350					17.3	10.1	7.2
Frets (1916-19)		3500	21.5	16.3	5.2	17.2	13.3	3.9
			m. 21.5	17.1	4.4	17.2	13.3	3.9
			v. 20.3	16.3	4	16.7	13.3	3.4

De cijfers van RETZIUS EN FÜRST hebben voor ons de grootste waarde. Ze betreffen een groot en vrij eenvormig materiaal. Het zijn echter alleen mannen en als recruten dus ongeveer-twintig-

jarigen, nog niet geheel volwassen. Voor de hoofdlangte mag als kleinste gevonden waarde 15.5 en als grootste 23 cm. worden genomen, wat een variatiebreedte geeft van 7.5 cm. Voor grootste hoofdbreedte kan men nemen 19 cm., voor kleinste 13 cm., dus een variatiebreedte van 6 cm. Hierbij moet bedacht worden, dat, als men de kromme van het materiaal van R. en F. ziet, men uit den vorm van de kromme, in verband met de bekende erfelijke momenten, den indruk krijgt, dat er te veel uitersten zijn. Onder de uiterste waarden komen waarschijnlijk ook niet-erfelijke variaties voor. Zoo moet b.v. voor de hoofdlangte in aanmerking worden genomen, zooals uit de uitgebreide onderzoekingen van THOMA (1917) blijkt, dat een zeer groote hoofdlangte voorkomt als niet-erfelijke dolichocephalie, behoorende tot de groep der skaphocephalen (kielhoofdigen).

In het volgende opzicht nu kunnen we de polymerietheorie toetsen aan de gegevens van ons materiaal, n.l.: de mogelijkheden, die uit de verklaring van ons materiaal volgens de polymerietheorie voortvloeien, mogen de uiterste gevonden hoofdafmetingen niet overschrijden. Om een voorbeeld te noemen, voor de verklaring van de hoofdlangteafmetingen der kinderen in een familie, waarvan b.v. beide ouders een groote hoofdlangte hebben, kan het noodzakelijk zijn, om aan te nemen, dat de groote hoofdlangte van den vader b.v. eenige lengtefactoren in heterozygoten vorm bevat. Maar daarbij moet men, als steeds, de mogelijkheid openlaten, dat al deze factoren ook tezamen in den homozygoten vorm voorkomen. Wanneer op deze wijze een mogelijke hoofdlangte verkregen wordt, die veel grooter is dan de grootste hoofdlangte, die ooit is waargenomen, blijkt daaruit, dat de polymerietheorie niet houdbaar is. In de kennis, uit de anthropologische literatuur, van de uiterste hoofdafmetingen hebben we dus eenige contrôle over de polymerietheorie. Een voldoende contrôle biedt het experiment alleen, zooals NILSSON-EHLE (blz. 115) verrichtte. Voor een heel klein deel kan in ons onderzoek de kennis van de hoofdafmetingen der grootouders in de plaats van het experiment treden.

Wat de gegevens van ons materiaal betreft, van de mannen is de grootste waargenomen hoofdlangte 21.5 cm. en de kleinste 17.1 cm.; er is dus een variatiebreedte van 4.4 cm. De gemiddelde hoofdlangte is 19.3 cm. Van de vrouwen zijn de beide uiterste waar-



genomen hoofdlengthen 20.3 en 16.3 cM ; hier is dus een variatiebreedte van 4.0 cM. De gemiddelde hoofdlengthte is 18.3 cM. De grootste hoofdbreedte is voor de mannen in ons materiaal 17.2 cM., de kleinste 13.3 cM., d.i. dus een variatiebreedte van 3.9 cM. De gemiddelde hoofdbreedte is 15.3 cM. Voor de vrouwen zijn de uiterste breedteafmetingen 16.7 en 13.3 cM.; de variatiebreedte is 3.4 cM. en de gemiddelde hoofdbreedte is 14.8 cM. De variabiliteitskrommen van de hoofdafmetingen zijn vrij regelmatig.

Bij de vaststelling van het aantal erfactoren, — dus van de lengtevermeerdering, die iedere factor geeft —, om de variabiliteit van de hoofdafmetingen te verklaren, nemen we zooals reeds gezegd (blz. 119) aan, dat de erfactoren ieder eenzelfde lengtevermeerdering geven en dat ze identisch zijn.

Verder houden we er rekening mede, dat de variatiebreedte verband houdt met de absolute lengte van de varieerende afmetingen. V. TOROK (1902) b.v. deed hierover uitgebreide onderzoekingen. Voor de mannen noemden we als gemiddelde hoofdlengthte 19.3 cM., als gemiddelde hoofdbreedte 15.3 cM. Een erfactor voor de lengte zal dus een grootere vermeerdering geven dan één factor voor de breedte.

De gemiddelden van de hoofdafmetingen van den man zijn 19.3 en 15.3 cM., van de vrouw 18.3 en 14.8 cM. Ook in eenzelfde familie hebben de dochters kleinere hoofdafmetingen dan de zoons. Om dit verschil te verklaren, nemen we aan, dat er bij de vrouw een aparte verkortingsfactor aanwezig is, die dus den invloed van iedere lengte, resp. breedtefactor tegenwerkt.

Op grond van deze overwegingen nemen we aan, dat iedere lengtefactor bij den man een vermeerdering van de hoofdlengthte geeft van 0.4 cM. Dit getal is tamelijk willekeurig. Voor de vrouw wordt deze vermeerdering teruggebracht tot  $\frac{18.3}{19.3} \times 0.4 = 0.38$  cM.

Iedere breedtefactor geeft bij den man een vermeerdering van  $\frac{15.3}{19.3} \times 0.4 = 0.32$  cM. en bij de vrouw van  $\frac{14.8}{18.3} \times 0.38 = 0.30$  cM.

(of  $\frac{14.8}{15.3} \times 0.32 = 0.31$  cM.). Een lengtevermeerdering van 0.4 cM. resp. 0.38 cM. voor de hoofdlengthte en van 0.32, resp. 0.31 (0.30) voor de hoofdbreedte geeft de erfactor in den homozygoten vorm

(LL en BB). Daar we aannemen, dat de heterozygoten intermediair zijn, is de lengtevermeerdering door de erfactor in den heterozygoten vorm 0.2 resp. 0.19 cM. (als Ll) en 0.16 resp. 0.15 cM. (als Bb). Bovendien heeft iedere factor een zekere niet-erfelijke variabiliteit. Op deze wijze kan de continue variabiliteit van de hoofdafmetingen voldoende verklaard worden.

In ons materiaal is de variatiebreedte van de hoofdlangte bij den man 4.4 cM. De gegevens van de familie, waartoe de man met de grootste hoofdlangte behoort, bepalen, welke erfelijkheidsformule voor dezen man gelden moet. Evenzoo voor den man met de kleinste hoofdlangte in ons materiaal. Stel, dat de familiegegevens toelieten, om aan te nemen, dat de lengtefactoren hier in den homozygoten vorm aanwezig waren, dan zouden de beide uiterste hoofdlangten dus 11 erfactoren verschillen. Zijn er lengtefactoren in heterozygoten vorm bij dan is het aantal erfactoren nog grooter. Voor de vrouw, bij wie in ons materiaal de variatiebreedte 4 cM. is, moeten we volgens deze redeneering 10 of 11 erfactoren voor de lengte aannemen. Voor de hoofdbreedte is de variabiliteit van den man 3.9 cM., het aantal erfactoren dus minstens  $\frac{3.9}{0.32} = 12$ ; voor de vrouw is in ons materiaal het aantal erfactoren

voor de breedte minstens  $\frac{3.4}{0.31} = 11$ . Voor de verklaring van de erfelijke variabiliteit van de hoofdlangte en van de hoofdbreedte nemen we dus een aantal van minstens 12 erfactoren aan.

Het aantal factoren, dat men voor de verklaring moet aannemen, richt zich, zooals gezegd, naar het materiaal. Het behoeft natuurlijk volstrekt niet, dat de variatiebreedte van het materiaal de heele variatiebreedte van de onderzochte eigenschap aangeeft, dat wil dus zeggen, dat het aantal erfactoren, dat we aannemen, alleen voor ons materiaal geldt. Een ander materiaal kan meer of minder erfactoren bevatten. We kunnen dus ook in een gegeven geval voor de duiding van de hoofdlangte der vrouwen een grooter aantal factoren moeten aannemen dan voor mannen. In een dergelijk geval zullen, als men te doen heeft met een populatie met vrije kruisingsmogelijkheid, de beide geslachten na korten tijd een even groot aantal erfactoren voor de hoofdlangte hebben.

CASTLE (1916 p. 252) stelt n.a.v. de aanname van een viertal

factoren door PUNNETT en BAILEY voor de verklaring van de erfelijkheid van de grootte van kippen de vraag, welke de grootte is van dieren zonder deze 4 factoren, die toch in voortgezette kruisingsproeven moeten voorkomen. Hij vraagt: zijn ze zonder grootte, of zonder genetische variatie in grootte? En voegt er aan toe: tot dusver is geen geslacht van dieren voorgekomen, dat geen genetische variatie in grootte bezit.

De beteekenis van de polymerie-theorie bepaalt zich tot de variabiliteit van de eigenschappen. De factoren gelden dus voor de erfelijke verschillen, die voorkomen. Voor de minimummaat van de eigenschap, die onderzocht wordt en die dus alle individuen bezitten, worden geen factoren aangenomen, daar deze voor alle dezelfde zijn. In ons geval heeft dus een man, bij wien alle L. factoren ontbreken, de minimum hoofdlangte n.l. 17.1 cm.

Wat de opmerking van CASTLE betreft, dat er geen dierenrassen zijn zonder genetische variatie en grootte, deze opmerking is juist, voorzover men het ras in zijn samengesteldheid neemt. Het is echter zeer wel mogelijk, dat men het ras kan ontleden in ras-elementen, die nog slechts niet-erfelijk variëren voor grootte. De onderzoekingen over deze belangrijke vraag zijn nog niet afgesloten (zie blz. 135). Volgens de polymerie-theorie moeten de uiterste waarden, als ze erfelijke variaties zijn, homozygoot zijn en dus geen erfelijke variaties vertoonen.

Om de geldigheid van de polymerietheorie voor ons materiaal te onderzoeken, zullen we de 360 families, waaruit ons materiaal bestaat in formule brengen. Hierbij kunnen twee moeilijkheden voor den dag komen voor de polymerietheorie. De eerste moeilijkheid kan zich voordoen bij de families, waar beide ouders een groote, resp. een kleine hoofdlangte of hoofdbreedte hebben. Hebben beide ouders een groote hoofdlangte, dan zullen we in het algemeen willen aannemen, dat er vele lengtefactoren in homozygoten vorm voorhanden zijn, in het tweede, dat vele afwezig zijn. Als het nu blijkt, dat bij zulke families ook kinderen met een zeer kleine, resp. zeer groote hoofdlangte voorkomen, dan zullen we voor deze families moeten aannemen, dat de ouders een groot aantal lengtefactoren in heterozygoten vorm bezitten. Deze aanname voert dus het aantal lengtefactoren hoog op. Daarbij moet dan de mogelijkheid open gelaten worden, dat dit aantal erfactoren ook in homozy-

goten vorm kan voorkomen. We komen hier aan de grens van de toepasbaarheid van de theorie. De tweede moeilijkheid van de hypothese ligt bij de kruisingen, waar een van de ouders een uiterste waarde voor de hoofdlengte heeft. Wanneer b.v. een van de ouders een zeer groote hoofdlengte heeft, die dus door een formule met veel factoren in homozygoten vorm voorgesteld wordt, dan kunnen de hoofdlengten van de kinderen niet of niet veel kleiner zijn dan die van de andere der ouders. Evenzoo als een van de ouders een zeer kleine hoofdlengte heeft, kunnen de hoofdlengten van de kinderen maar weinig grooter zijn dan die van de andere der ouders.

We willen dus in de eerste plaats onderzoeken, of de theorie voor ons materiaal toepasselijk is. Een tweede vraag betreft de zelfstandigheid van de hoofdafmetingen bij de erfelijkheidsbeweging. Wanneer de erfactoren onafhankelijk van elkaar zijn, komen eenige combinaties zeer zelden voor, in overeenstemming met de regels van de waarschijnlijkheidsleer. Wanneer nu meermalen en onder dezelfde verhoudingen eenige van deze zeldzame waarden tegelijk, aangetroffen worden, dan moet hiervoor een bijzondere oorzaak zijn. Deze zoeken we in de gebondenheid van hoofdlengte en -breedte, zooals deze in de kennis van den index tot uitdrukking komt. Op dit vraagstuk gaan we hier niet in (zie FRETs, 1917, 1919)

De erfelijkheidsbeweging van de hoofdlengte en -breedte hebben we aan de families van ons materiaal nagegaan. Achtereenvolgens hebben we de families onderzocht, waar beide ouders een groote en die, waar beide ouders een kleine hoofdlengte hebben; daarna die, waar één van de ouders een groote hoofdlengte heeft. In het overgrootste aantal van de families, in die nl., waar beide ouders geen uiterste hoofdwerten hebben, is het zonder meer duidelijk, dat de toepassing van de polymerietheorie geen moeilijkheden geeft. We hebben daarom alleen voor de grensgevallen de formules opgesteld en onderzocht en voor de families met 4 grootouders. Deze formules zijn elders gepubliceerd. Hier zal ik er slechts enkele meedeelen en het resultaat van het onderzoek bespreken. Tevoren twee opmerkingen.

Bij de berekeningen heb ik voor de eenvoudigheid de lengtevermeerdering door één factor bij den man op 0.4 gesteld en voor de vrouw op 0.3. Eerst als bleek, dat met deze waarden de formules

niet konden worden opgesteld, heb ik de berekening met de waarde 0.38 cM. voor de vrouw uitgevoerd.

De gemiddelde hoofdlangte van den man is 19.3, de kleinste 17.1, d. i. dus 2.2 meer dan de minimum waarde. Daar in de tabellen de hoofdlangten volgens de gemiddelde waarde voorgesteld zijn, moet dus bij iedere hoofdlangte 2.2 worden opgeteld. Bij de vrouw 18.3 — 16.3 = 2 (zie tab., blz. 120). Een dergelijke herleiding is ook voor de hoofdbreedte verricht.

Overzien we nu onderstaande fam. 324, — eene familie van 4 grootouders, de beide ouders en 10 kinderen — dan blijkt, dat hier geenerlei moeilijkheden zijn voor de verklaring.

Fam. 324b.

Vier grootouders, beide ouders en 10 kinderen.	I. Vader $-0.4 + 2.2 = 1.8$ . Form. 9 Ll.
Gvv en Gmv zie II, Gvm en Gmm zie I.	Moeder $0.7 + 2 = 2.7$ . Form. 5 LL 8 Ll.
Vader $-0.5 + 2.2 = 1.7$ . Form. 3LL 3 Ll.	Zoons $-0.4, -0.3, -0.2, -0.6$ .
Moeder $-0.1 + 2 = 1.9$ . Form. 2 LL 9 Ll.	Dochters $-0.1, -0.1, 0.2, 0.2, 0.4$ .
Zes zoons: 0.2, 0.2, $-0.2, -0.3, -0.6, -0.8$ .	Zoon $-0.6 + 2.2 = 1.6$ Form. 8 Ll.
Vier dochters: 0.3, 0, $-0.7, -0.7$ .	Dochter $0.4 + 2 = 2.4$ . Form. 5 LL 6 Ll.
Zoon $0.2 + 2.2 = 2.4$ . Form. 4 LL 4 Ll.	II. Vader $0.7 + 2.2 = 2.9$ . Form. 4 LL 7 Ll.
Zoon $-0.8 + 2.2 = 1.4$ . Form. 2 LL 3 Ll.	Moeder $0.3 + 2 = 2.3$ . Form. 3 LL 6 Ll.
Dochter $0.3 + 2 = 2.3$ . Form. 5 LL 5 Ll.	Zoon $-0.5$ ; dochters 0.5, 0.6, $-0.8, -0.2$ .
Dochter $-0.7 + 2 = 1.3$ . Form. LL 7 Ll.	Dochter $0.6 + 2 = 2.6$ . Form. 5 LL 7 Ll.
	Dochter $-0.8 + 2 = 1.2$ . Form. 8 Ll.

In de tweede plaats wijs ik als voorbeeld van een groep gevallen op fam. 182d, waar een of meer kinderen een veel *kleinere* hoofdlangte hebben dan de ouders.

Fam. 182d. Ouders en 5 Kinderen.

Vader $1.4 + 2.2 = 3.6$ . Form. 5 LL 8 Ll (3.6).
Moeder $1 + 2 = 3$ . Form. 3 LL 10 Ll (3.04).
Zoons $-0.1, -0.7$ ; dochters 0.5, 1.5, 1.1.
Zoon $-0.7 + 2.2 = 1.5$ . Form. 3 LL 2 Ll (1.6).
Zoon $-0.1 + 2.2 = 2.1$ . Form. 3 LL 5 Ll (2.2).
Dochter $0.5 + 2 = 2.5$ . Form. 5 LL 3 Ll (2.47).
Dochter $1.5 + 2 = 3.5$ . Form. 7 LL 5 Ll (3.61).

Als we in geval 182d voor de lengtevermeerdering door een factor bij de vrouw 0.3 cM. aannemen, moeten we het aantal van 13 lengtefactoren (zie blz. 123) overschrijden. We berekenen hier dus de formule met behulp van de waarde 0.4 voor den man en 0.38

voor de vrouw. De verklaring van de hoofdlangte van den zoon van 1.5 cM. (boven de minimumlangte) door de formule 3 LL 2 Ll, als uiterste formule, die uit de formules van de ouders kan worden afgeleid, geeft een hoofdlangte van 1.6 cM. (boven de minimumlangte), d. i. dus overeenkomend met de te duiden lengte. (Al deze kinderen zijn sterk brachycephaal).

Van fam. 73a hebben de kinderen een *grootere* hoofdlangte dan de ouders. Ook in dit geval is voor

Fam. 73a. Twee grootouders, ouders en 5 kinderen.

Grootouders en moeder zie Fam. 73.

Moeder 1.4. Form. 8 Ll (1.52)

Vader  $-0.9 + 2.2 = 1.3$ . Form. 7 Ll

Zoons:  $-0.1, 1, 1.1$  (1.4).

Dochters 0.3, 0.5.

Zoon  $-0.1 + 2.2 = 2.1$ . Form. 4 LL 3 Ll.

Zoon 1  $+ 2.2 = 3.2$ . Form. 7 LL Ll (3.).

Dochter  $0.5 + 2 = 2.5$ . Form. 6 LL Ll (2.47).

Fam. 73 Ouders en vier kinderen.

Vader  $-0.1 + 2.2 = 2.1$ . Form. 2 LL 7 Ll.

Moeder  $-0.3 + 2 = 1.7$ . Form. 9 Ll (1.71).

Zoon 0.2; dochter  $-0.6, -0.6, -0.7$ .

Zoon  $0.2 + 2.2 = 2.4$  Form 3 LL 6 Ll.

Dochter  $-0.6 + 2 = 1.4$ . Form. 8 Ll (1.52)

de lengtevermeerdering door een factor voor den man 0.4 cM. en voor de vrouw 0.38 genomen.

Men ziet, dat de groote hoofdlangte van de zoons maar net uit de formules van de ouders kan worden afgeleid. Het betreft hier echter jonge kinderen, waarvan de vergelijking met de gemiddelde waarde meer bronnen van fouten bevat dan voor volwassenen. Van den jongsten zoon b.v. was het verschil op een leeftijd van drie maanden met de gemiddelde waarde van kinderen jonger dan een half jaar 1.4 cM.; bij een 2de meting op een leeftijd van 9 maanden was het verschil met de gemiddelde leeftijd van kinderen tusschen 6 en 12 maanden 1.1 cM. Nemen we aan, dat deze kinderen ook als volwassenen met 1, resp. 1.1 cM. de gemiddelde hoofdlangte van volwassenen zouden overtreffen, dan zou de uiterste duiding onder de werkelijkheid blijven. De uiterste formule voor een kind van ouders, wier formules, resp. 8 Ll en 7 Ll zijn, is 7 LL Ll; dit is voor een zoon een hoofdlangte van 3 cM. meer dan de minimumwaarde. Wij vinden hier een zoon met hoofdlangte van  $1.1 + 2.2 = 3.3$  cM. meer dan de minimumwaarde. Als we deze hoofdlangte dus als erfelijke variatie op den grondslag van de polymerietheorie willen duiden, moeten we aannemen, dat de minimumlangte van ons materiaal, niet de kleinste erfelijke variatie

is, die van de hoofdlangte kan voorkomen. Deze aanname is niet in strijd met de ervaring (vgl. de tabel op blz. 120). Wanneer in ons materiaal bij de kleinste lengte niet alle lengtefactoren ontbreken (zie blz. 121), dan wordt daardoor de onderste grens van de variabiliteit naar beneden verlegd. Om de verklaring van fam. 73 mogelijk te maken, is het voldoende, om één factor meer aan te nemen en daarvoor de grens van de variabiliteit naar beneden met b.v. 0.4 c.M. te verleggen. We krijgen dan voor de familieleden van fam. 73. Moeder  $-0.6 + 2.4 = 1.8$  Form. 9 Ll (1.71). Vader  $-0.9 + 2.6 = 1.7$ . Form. 9 Ll (1.8). Zoon  $1 + 2.6 = 3.6$ . Form. 9 LL (3.6).

Een overeenkomstig geval is fam. 3d, een familie van twee grootouders, de beide ouders en 14 kinderen. Ook hier is het noodig, om de groote hoofdlangte van 2 zoons uit de kleine hoofdlangten van de ouders te kunnen verklaren, om de grens der variabiliteit iets naar beneden te verleggen, waardoor we voor de ouders een factor meer kunnen aannemen. Verleggen we de variabiliteit van het materiaal b.v. 0.2 cM. naar beneden, dan krijgen we:

Fam. 3 c. Ouders en 7 kinderen.  
 Vader  $-0.6 + 2.4 = 1.8$ . Form. 9 Ll.  
 Moeder  $-1.1 + 2.2 = 1.1$ . Form. 6 Ll (1.14)  
 Zoons  $-0.3, -0.9, -0.8, -0.8$ .  
 Dochters  $-0.6, -0.1, -0.7$ .  
 Zoon  $-0.9 + 2.4 = 1.5$ . Form. 8 Ll (1.6).  
 Dochter  $-0.1 + 2.2 = 2.1$ . Form. 4 LL 3 Ll (2.09).

Fam. 3d. Twee grootouders, beide ouders en 14 kinderen.  
 Grootouders zie ouders 3c.  
 Moeder  $-0.6 + 2.2 = 1.6$ . Form. 8 Ll (1.52).  
 Vader  $-1.5 + 2.4 = 0.9$ . Form. 5 Ll (1).  
 Zoons  $0.3, 0.3, -0.1, -0.4, -0.5, -1.1, -1.4, -1.6$ .  
 Dochters  $-0.3, -0.3, -0.4, -0.4, 0.5, -0.6$ .  
 Zoon  $0.3 + 2.4 = 2.7$ . Form. 5 LL 3 Ll (2.6).  
 Zoon  $-1.6 + 2.4 = 0.8$ . Form. 4 Ll (0.5).  
 Dochter  $-0.3 + 2.2 = 1.9$ . Form. 2 LL 6 Ll (1.9).

Ten slotte wijs ik nog op fam. 177', waar in twee takken der familie de vier grootouders bekend zijn en de afmetingen van grootouders en ouders in één geval veel verschillen. Ook hier is in de formules voor den man  $L = 0.4$  en voor de vrouw  $L = 0.38$  gesteld.

**Fam. 177cc. Ouders en 4 kinderen.****Vader**  $1.1 + 2.2 = 3.3$  Form. 5 LL 7 Ll (3.4).**Moeder**  $1.7 + 2 = 3.7$ . Form. 7 LL 5 Ll (3.61).**Zoon**  $0.2 + 2.2 = 2.4$ . Form. 5 LL 2 Ll (2.4).**Zoon**  $0.9 + 2.2 = 3.1$ . Form. 5 LL 6 Ll (3.2).**Zoon**  $1.6 + 2.2 = 3.8$ . Form. 8 LL 3 Ll (3.2).**Dochter**  $1.7 + 2 = 3.7$ . Form. 7 LL 5 Ll (3.61).**Fam. 177l. Ouders en 4 kinderen.****Vader**  $1 + 2.2 = 3.2$ . Form. 6 LL 4 Ll (3.2).**Moeder**  $-0.3 + 2 = 1.7$ . Form. 9 Ll (1.71).**Zoons**  $0.9, -0.3, 0.2$ ; do 1.2.**Zoon**  $0.9 + 2.2 = 3.1$ . Form. 6 LL 4 Ll (3.2).**Zoon**  $-0.3 + 2.2 = 1.9$ . Form. 9 Ll (1.8)**Dochter**  $1.2 + 2 = 2.2$  Form. 7 LL 3 Ll (3.23).**Fam. 177 m. Ouders en 6 kinderen.****Vader**  $0 + 2.2 = 2.2$  Form. 3 LL 5 Ll (2.2).**Moeder**  $0.1 + 2 = 2.1$  Form. 2 LL 7 Ll (2.09).**Zoons**  $-0.2, -0.3, -0.5$ .**Dochter**  $-0.2, 0.5, 0.2$ .**Zoon**  $-0.2 + 2.2 = 2$ . Form. 2 LL 6 Ll (2.2).**Zoon**  $-0.5 + 2.2 = 1.7$ . Form. 2 LL 5 Ll (1.8).**Dochter**  $0.5 + 2 = 2.5$ . Form. 4 LL 5 Ll (2.47).**Dochter**  $0.2 + 2 = 2.2$  Form. 3 LL 6 Ll (2.28).**Fam. 177c. Vier grootouders, ouders en 2 kinderen.**

Gvv., Gmv. en V. zie 177 cc.

**Vader** 3.1. Form. 5 LL 6 Ll (3.2).

Gvm., Gmm. en M. zie 177 l.

**Moeder** 3.2. Form. 7 LL 3 Ll (3.23).**Zoon**  $0.6 + 2.2 = 2.8$ . Form. 5 LL 4 Ll (2.8).**Dochter**  $1 + 2 = 3$ . Form. 6 LL 4 Ll (3.04).**Fam. 177d. Vier grootouders, ouders en 2 kinderen.**

Gvv., Gmv. en V. zie 177cc.

**Vader** 2.4. Form. 5 LL 2 Ll (2.4).

Gvm., Gmm. en M. zie 177m.

**Moeder** 2.2 Form. 3 LL 6 Ll (2.28).**Zoon**  $0.9 + 2.2 = 3.1$  Form. 7 LL 2 Ll (3.2).**Dochter**  $0.9 + 2 = 2.9$ . Form. 6 LL 3 Ll (2.85).

Als uitersten is de verklaring in 177d van den zoon en van de dochter binnen de grenzen onzer aannamen mogelijk.

Fam. 177 leert ook iets over de beteekenis van identische en vervangbare factoren en van niet-identische factoren, die dus niet voor elkaar in de plaats kunnen treden (blz. 120).

In fam. 177 cc heeft een zoon een middelmatig groote hoofd-lengte (0.2 cM. boven het gemiddelde), de ouders daarentegen hebben een groote hoofd-lengte. Daar we bij dit onderzoek aangenomen hebben, dat de erf-factoren identisch zijn, moeten we in de formule van dezen zoon zooveel factoren in den homozygoten vorm aannemen als het kleinste aantal van een van de ouders. De vader heeft er 7, de moeder 5, ieder kind moet dus 5 lengte-factoren in den homozygoten vorm bezitten; de formule van den zoon wordt dan 5 LL 2 Ll.



De ouders van de vrouw (fam. 117 m.) van dezen zoon hebben een middelmatig groote hoofdlengte evenals de vrouw zelf.

De twee kinderen, fam. 177 d hebben een groote hoofdlengte (0.9 cM boven het gemiddelde), die uit de formules van de ouders nog net kan worden afgeleid.

Neemt men nu daarentegen aan, dat de erfactoren niet voor elkaar in de plaats kunnen treden, dan is de verklaringsmogelijkheid grooter (zie ook blz. 119) In fam. 177 cc hebben we voor de ouders de formules opgesteld 5 LL 7 LL en 7 LL 5 LL. Als we aannemen, dat de factoren niet-identisch zijn, kan in dit geval de formule van den vader de factoren  $L_{1.5}$  in den homozygoten vorm bevatten en die van de moeder  $L_{0.12}$ . Dan kan als uiterste, de formule van den zoon met een hoofdlengte van 0.2 cM. (boven het gemiddelde) 12 Ll zijn. Het is duidelijk, dat van deze of een dergelijke formule de verklaringsmogelijkheid van de hoofdlengte der kinderen veel grooter is dan van de formule, die wij hebben aangenomen.

Deze familie 177 doet ons goed zien, in welk opzicht vooral, de aanname van niet-identische factoren de voorkeur kan verdienen boven die van identische. Het komt hierop neer: De ouders in fam. 177 cc hebben een groote hoofdlengte, de zoon een middelmatige (0.2 cM.). De ouders in fam. 177 m hebben een middelmatig groote hoofdlengte evenals de dochter (0.2 cM.) De twee kinderen van den zoon met een middelmatige hoofdlengte van fam. 177 cc en van de dochter met de middelmatige hoofdlengte van fam. 177 m hebben een groote hoofdlengte (fam. 177 d). Het ligt voor de hand, om de groote hoofdlengte van deze 2 kinderen langs den weg der erfelijkheid in verbinding te brengen met de groote hoofdlengte van de grootouders van vaderszijde.

De hoofdlengte van de grootouders van vaderszijde moet dus kunnen worden uitgedrukt in die van den vader. Dat kan ze slechts beperkt, als we identische factoren aannemen, ze kan het zeer ruim bij de aanname van niet-identische factoren.

Daar we van de erfactoren niets weten en we te doen hebben met een populatie van een eenvoudige samenstelling, een Nederlandsche bevolking, heb ik in dit onderzoek aangenomen, dat de erfactoren identisch zijn, omdat de eenige eigenschap, die we aan ze toeschrijven is, om, ieder met een gelijk bedrag, de hoofdlengte te vermeerderen (zie blz. 120). Hier, bij de duiding van uiterste gevallen, waar eigenschappen der kinderen, het noodzakelijk maken,

dat in de erfformules van de ouders, de eigenschappen der grootouders (latent) uitgedrukt zijn, blijkt, dat we dit in een zoo hooge mate moeten kunnen doen, dat dit resultaat beter bereikt wordt bij de aanname van niet-identische dan bij die van identische factoren. Het betreft hier weliswaar één geval; het is echter een van de weinige gevallen, waar van de kinderen de vier grootouders bekend zijn (zie ook blz. 135).

Zooals voor de hoofdlengte, is dit onderzoek ook verricht voor de hoofdbreedte.

Uit dit onderzoek, het in formule brengen van de hoofdafmetingen van de ouders en van de kinderen, op den grondslag van de polymeriethorie, zien we dus, dat de variabiliteit van de hoofdafmetingen der kinderen verband houdt met de grootte der hoofdafmetingen van de ouders.

Dit blijkt ook, als we ons materiaal groepeeren. Ik heb verschillende overzichten gemaakt van de families, gegroepeerd naar de hoofdlengte van de ouders. Ik geef hier een tabel weer van families, waar de hoofdlengte van de ouders 1 mM. verschillen. Volgens afdalende hoofdlengte der ouders zijn de families gerangschikt. We zien uit deze grafische voorstelling, dat met de daling van de hoofdlengte der ouders ook de grenzen van de variabiliteit der kinderen zich verplaatsen.

Van ouders met een groote hoofdlengte, is de hoofdlengte van de kinderen in 't algemeen ook groot, van ouders met een kleine hoofdlengte, is de hoofdlengte van de kinderen in 't algemeen ook klein en van ouders met een middelmatig groote hoofdlengte is de hoofdlengte van de kinderen in 't algemeen middelmatig groot.

De erfelijkheidsbeweging van de hoofdlengte kan dus verklaard worden door de aanname van een aantal (12 of 13) gelijke, in den zelfden zin werkende erffactoren.

Wat het feit betreft, dat van ouders met een middelmatig groote hoofdlengte de kinderen in 't algemeen ook een middelmatig groote hoofdlengte hebben, dit feit eischt nog eenige beschouwing.

De hoofdlengte kan middelmatig groot zijn door de aanwezigheid van veel erffactoren in den heterozygoten vorm (dus als Ll) en ook door de aanwezigheid van een kleiner aantal erffactoren, waarvan de meeste in den homozygoten vorm (als LL) zijn. In het eerste geval zullen de kinderen een meer uiteenlopende erfelijke constitutie hebben dan in het tweede. Hieruit volgt, dat men bij de

[illegible]

ouders met een middelmatige grootte hoofdlengte een grootere variabiliteit der kinderen moet verwachten dan bij ouders met uiterst groote of uiterst kleine hoofdafmetingen, of juist: één groep kinderen van middelmatig groote ouders (de Ll's) hebben een grootere variabiliteit dan die van ouders met uiterst groote, resp. uiterst kleine hoofdlengte (de LL's resp. de ll's) en een 2e groep kinderen van middelmatig groote ouders (de LL ll's) hebben een kleinere variabiliteit dan de eerste groep en een even groote variabiliteit als die van ouders met uiterste hoofdlengten (de LL's en de ll's). NILSSON-EHLE heeft door het kweken van  $F_3$  de verschillende getalverhoudingen gevonden, volgens welke uiterlijk dezelfde  $F_2$ 's splitsen en T. TAMMES heeft ook kunnen vaststellen, dat er bij haar vlasplanten  $F_2$  planten waren met uiterlijk dezelfde zaadgrootte, die in  $F_3$  heel verschillend splitsen (zie blz. 118.)

Men mocht verwachten, dat dit verschillend verhouden van middelmatig groothoofdige ouders in hun kinderen ook in ons materiaal had kunnen worden aangetoond. Ik heb daarvoor mijn materiaal in klassen gegroepeerd en de variatiebreedte voor iedere klasse vastgesteld. Ik geef hier twee tabellen weer: het blijkt, dat het gezochte verschil niet aan den dag treedt. Terwijl bij de hoofdlengte de variabiliteit van de hoofdlengte der kinderen van ouders met een middelmatig groote hoofdlengte iets kleiner is dan van ouders met een groote, resp. een kleine hoofdlengte, vinden we voor de variabiliteit van de hoofdbreedte een grootere variabiliteit onder dergelijke verhoudingen.

Indien ook voor de hoofdafmetingen geldt, dat van ouders met middelmatig groote hoofdafmetingen, de kinderen een verschillende variabiliteit der hoofdafmetingen vertoonen, naar gelang van de factorensamenstelling van de hoofdafmetingen der ouders (zie boven), moeten we aannemen, dat ons materiaal nog te klein is, om deze bijzonderheid te toonen. Er is een groote niet-erfelijke variabiliteit. Bovendien zullen ouders met middelmatig groote hoofdafmetingen, die middelmatig groot zijn, omdat ze uitsluitend of bijna uitsluitend heterozygote factoren bevatten, weinig voorkomen. Dit wordt hierdoor veroorzaakt, dat uitsluitend-heterozygoten vooral ontstaan uit kruisingen van uitersten (heel groot  $\times$  heel klein) en deze kruisingen komen als huwelijken onder menschen zeer zelden voor. Immers in 't algemeen geldt: soort zoekt soort. Op dit punt legt DAVENPORT (1917) den nadruk.

Tabel 3. De variatiebreedte van de hoofdlangte der kinderen van ouders, die een groote, een middelmatige en een kleine hoofdlangte hebben. De hoofdlangte van de ouders verschilt niet meer dan 0.5 cM. 172 families met 719 kinderen; 4.2 kinderen per familie.

N. DER KLASSE.	HOOFDLANGTE VAN DE OUDERS IN cM. <sup>1)</sup>	AANT. FAM'S.	AANT. KI'S.	AANT. KI'S PER FAM.	UITERSTE WAARDEN DER KINDEREN IN cM.	VARIATIE- BREEDTE DER KINDEREN IN cM.
10	2.7 — 2.3	4	17	4.3	1.7 en —0.7	2.5
8	2.2 — 1.8	3	13	4.3	1.4 en —0.4	1.9
6	1.7 — 1.3	7	28	4	1.9 en —0.3	2.3
4	1.2 — 0.8	24	94	3.9	1.5 en —1	2.6
2	0.7 — 0.3	40	169	4.2	1.3 en —1.2	2.6
1	0.2 — —0.2	35	148	4.2	1 en —1.2	<b>2.3</b>
3	—0.3 — —0.7	33	140	4.2	1.2 en —1.2	2.5
5	—0.8 — —1.2	16	62	3.9	0.6 en —2.2	2.9
7	—1.3 — —1.7	7	37	5.3	1.4 en —1.7	3.2
9	—1.8 — —2.2	2	8	4	—0.1 en —1.9	1.9
11	—2.3 — —2.7	1	3	3	—0.2 en —0.5	0.4

Tabel 4. De variatiebreedte van de hoofdbreedte van de kinderen van ouders, die een groote, een middelmatige en een kleine hoofdbreedte hebben. De hoofdbreedte van de ouders verschilt niet meer dan 0.5 cM. 213 families met 848 kinderen; 4 kinderen per familie

N. DER KLASSE.	HOOFDBREEDTE VAN DE OUDERS IN cM. <sup>1)</sup>	AANT. FAM'S.	AANT. KI'S.	AANT. KI'S PER FAM.	UITERSTE WAARDEN DER KINDEREN IN cM.	VARIATIE- BREEDTE DER KINDEREN IN cM.
10	2.7 — 2.3	1	5	5	1.5 en —0.7	2.3
8	2.2 — 1.8	2	8	4	0.7 en 0.1	0.7
6	1.7 — 1.3	11	31	2.8	1.8 en —0.2	2.1
4	1.2 — 0.8	34	98	2.9	1.3 en —0.5	1.9
2	0.7 — 0.3	45	189	4.2	1.4 en —1.1	2.6
1	0.2 — —0.2	55	248	4.5	1.3 en —1.3	<b>2.7</b>
3	—0.3 — —0.7	37	150	4.1	1.2 en —1.8	3.1
5	—0.8 — —1.2	23	98	4.3	0.6 en —1.2	1.9
7	—1.3 — —1.7	4	20	5	0.2 en —0.8	1.1
9	—1.8 — —2.2	1	1	1	(—0.7)	(0)

1) Boven de gemiddelde lengte.

2) Boven de gemiddelde breedte.

We vinden hier dus, dat er onder ouders met middelmatig groote hoofdafmetingen niet duidelijk een groep is, waar de hoofdafmetingen der kinderen een grootere variabiliteit hebben dan van ouders met kleine, resp. groote hoofdafmetingen. Dit resultaat maakt, dat ter verklaring der erfelijkheid de aanname van identische erfeenheden toereikend is (zie blz. 130).

Vraagt men ten slotte, waarom hier aangenomen wordt, dat voor de eigenschap hoofdlenge, resp. -breedte, de erfactoren intermediair heterozygoot zijn, dan is het antwoord, dat deze aanname steunt op het feit, dat in mijn materiaal de variabiliteit van kinderen van ouders met groote hoofdafmetingen, niet verschilt van die van ouders met kleine hoofdafmetingen. Wanneer groot dominant was over klein, of omgekeerd, zou men een verschillende variabiliteit vinden, nl. bij kinderen van ouders met de dominante eigenschap een grootere variabiliteit dan bij die van ouders met de recessieve eigenschap. (DAVENPORT 1917).

De erfelijkheidsbeweging van de hoofdafmetingen kan m.i. verklaard worden door de aanname, volgens de polymerietheorie van NILSSON-EHLE, van een aantal (hoogstens 13) gelijke in denzelfden zin werkende erfactoren. Deze erfactoren kunnen identisch zijn (blz. 120, 129 en 130).

Wanneer men de gegevens, waarop deze theorie steunt en de groote verklaringsmogelijkheid, die de aannamen voor mijn materiaal biedt, in 't oog vat, moet erkend worden, dat op deze wijze nog niet zoo veel bewezen is.

Toch wordt het belangrijke feit, dat de variatiebreedte van de hoofdafmetingen van de kinderen zich beweegt met de grootte van de hoofdafmetingen van de ouders zeer goed door de polymerietheorie verklaard.

En de experimenten van NILSSON-EHLE geven een vaste, hoewel nog smalle basis voor de theorie.

Een andere verklaring geeft, zooals bekend de selectietheorie, zooals deze in nieuwen vorm door CASTLE verdedigd wordt.<sup>1)</sup>

Tusschen deze twee theorieën zou ik nog geen besliste keuze willen doen. Zwaar wegen de feiten, die — uit het gebied van de bastaardeering — wijzen op de zelfstandigheid van erfactoren bij de voorstelling, die men zich maakt van het wezen der erfelijkheid. En als men deze vooropstelt, komt men er toe, de polymerie-

theorie te aanvaarden. Zeker spoort ze aan tot verder onderzoek en leidt dit in de goede richting.

#### LITTERATUUR.

1872. P. BROCA. In *mémoires d'Anthropologie*. T. IV. p. 772.
1917. W. E. CASTLE. Size inheritance in guinea-pig crosses. *Proceedings Nat. Acad. of Sc.* Vol. 2, p. 252.
1919. W. E. CASTLE. Piebald rats and the theory of genes. *Proc. Nat. Acad. of Sc.* Vol. 5. N. 4. p. 129—130.
1917. CH. B. DAVENPORT. Inheritance of stature. *Genetics* II p. 313—389.
1917. G. P. FRETZ. Mendelistische splitsingsverschijnselen bij de erfelijkheid van den hoofdvorm. *Versl. K. Akad. v. Wet.* Dl 26, p. 367.
1917. — Gecomplieerde Mendelistische splitsingsverschijnselen bij de erfelijkheid van den hoofdvorm. *Id.* p. 946.
1919. — De erfelijkheid van den hoofdvorm. *Handelingen van het Nat. en Geneesk. Congres.* Leiden April 1919.
1910. A. LANG. Die Erblchkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach CASTLE usw. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.* I. Bd. 4 S. 1.
1911. A. LANG. Fortgesetzte Vererbungsstudien. II. Die Hautfarbe der Mullen und die Hypothese der Polymerie. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.* I. Bd. 5. S. 97.
1917. H. MAYER GMELIN. De kruising van roode ongebaarde Spelt met fluweelkaf-Essextarwe, een voorbeeld van Factoren-analyse *Cultura N.* 345. Met twee platen.
1904. MIES u. BARTELS. Über die grösste Breite des menschlichen Hirnschädels. *Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol.* S. 67. 1904.
1909. H. NILLSON-EHLE. Kreuzungsuntersuchungen an HAFER und WEIZEN.
1911. I. u. II. *Acta Universitatis Lundensis.* N. F. Afd. 2. Bd. 5. N. 2 en Bd. 7.
1902. G. RETZIUS u. C. M. FÜRST. *Anthropologia suecica.* Stockholm.
1911. T. TAMMES. Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. *Rec. d. trav. bot. néerl.* Vol. 8. p. 206.
1917. R. THOMA. Untersuchungen über das Schädelwachstum und seine Störungen. IV. *Virchow's Arch. f. Pathologie.* Bd. 223 und VI, Bd. 224.
1902. A. v. TÖRÖK und G. v. LÁSZLÓ. Über das gegenseitige Verhalten der kleinsten und grössten Stirnbreite usw bei Variationen der menschlichen Schädelform *Z. f. Morph. u. Anthropol.* Bd. IV. S. 500—588

1) In een recente publicatie van 1919 laat CASTLE ten opzichte van een belangrijk experiment (met hooded rats) de selectietheorie los.

(Ingezonden: 22 Januari 1920.)

# ONDERZOEKINGEN OVER KLEUR EN TEEKENING BIJ RUNDEREN.

Naar experimenten van R. HOUWINK HZN.

door K. KUIJPER JR.

## I. Inleiding.

In het schema der onderzoekingen op erfelijkheidsgebied, welke onder de auspiciën van Dr. LOTSY te Meppel en Havelte worden gedaan, nemen die met rundvee een bijzondere plaats in.

Deze hebben voor ons namelijk naast hare zuiver wetenschappelijke waarde, een groote practische beteekenis. En wel een economische, zoowel als didactische. Beide worden licht onderschat. Vooral wanneer het onderzoek zich bepaalt tot het vaststellen van de verervingswijze van kleur en teekening, is men licht geneigd, daar aan slechts geringe economische beteekenis te hechten. Wanneer men echter in het oog houdt dat, om een ras een plaats van beteekenis op de wereldmarkt te doen innemen, naast standvastigheid in het type ook constantheid in kleur en teekening van belang zijn, dan gevoelt men, dat ook deze factoren bij de waardebepaling van het dier zeggenschap hebben. Wat de didactische waarde van het onderzoek betreft, die is voor ons hierin gelegen, dat elk direct bewijs, dat het vee in zijn overerving dezelfde erfelijkheidswetten volgt, welke voor planten en kleine dieren bleken te gelden, den fokker meer overtuigt van de waarde die de kennis dezer wetten heeft voor de practische fokkerij.

Het ligt voor de hand, dat de meeste erfelijkheidsonderzoekingen bij rundvee betrekking hebben op kleur en teekening. Deze zijn aan minder onoverkomelijke moeilijkheden verbonden dan die van andere kenmerken en eigenschappen. Ook wij zullen ons in het volgende daartoe beperken, en vangen onze besprekingen aan met een overzicht van vroegere onderzoekingen op dit gebied, dat



zich hier en daar aansluit bij de referaten over dit onderwerp van LANG (2) en SEWALL WRIGHT (9).

## II. Vroegere onderzoekingen.

### 1. *Kleur.*

De eerste studie in deze richting is die van PEARSON & BARRINGTON over Shorthorn koeien. Tusschen roode en witte Shorthorns vindt men meerdere overgangen, n.l. rood met een weinig wit, rood en wit gevlekt, en „roan” dat is roodwit gemengd. De verhouding waarin deze typen in de stamboeken optraden, gaf dezen schrijvers aanleiding daarin een bewijs tegen de Mendel-wetten te zien.

JAMES WILSON (7) analyseerde dit onderzoek nader en concludeerde dat, wanneer we slechts alle rood (dus daarin begrepen de twee eerste overgangen) tegenover roan en wit stellen, het beeld van een monohybride splitsing met intermediaire vererving (roan heterozygoot) aan den dag komt. Wel is waar blijven er niet onbelangrijke afwijkingen van de theoretische verhoudingen, maar deze kunnen voor een zeer groot deel op onnauwkeurigheden in de stamboekvoering worden teruggebracht. Een aantal speciaal onderzochte gevallen bevestigden WILSON in zijn meening hierover.

Doch er blijven onverklaarde afwijkingen, en daarom hebben b.v. LAUGHLIN (3) en WENTWORTH (6) getracht door het stellen van andere hypothesen hieraan tegemoet te komen. Die van den eerstgenoemden schrijver zijn zoo gecompliceerd, dat het bijna onmogelijk is ze in kort bestek voldoende duidelijk uiteen te zetten.

LAUGHLIN neemt rood-wit gevlekt en „roan” zonder verdere reden tezamen. Om nu de vererving in Mendelschen zin te kunnen verklaren, neemt hij 2 paar factoren aan, n.l. R : pigment, r: ontbreken daarvan; en W: verhinderingsfactor, met w: afwezigheid daarvan. Wit kan dus optreden door r (recessief wit): afwezigheid van pigment, of door W (dominant wit): aanwezigheid van een verhinderingsfactor. Nu wordt aangenomen, dat het dominant wit op zeer bepaalde plaatsen van het lichaam optreedt, het recessieve op andere. Om de genotypische samenstelling van een dier aan te geven, worden steeds twee groepen naast en tegenover elkaar

gesteld. De volgende vertegenwoordigers van beide groepen worden geacht verwezenlijkt te zijn:

I WWrr; WwRR; wwRR

II wwRR; wwRr; wwrr.

De heterozygoten zijn steeds de „roans”, dat wij verder maar door schimmel zullen vertalen. LAUGHLIN leidt uit deze groepen 9 genotypen af, die 45 kruisingen geven, welke gedeeltelijk reciprook zijn.

Soms kunnen verschillende ouders dezelfde zygoten geven, bijvoorbeeld: Schimmel (WWrr, wwRR)  $\times$  Schimmel (wwRR, wwrr)

Gameten: Wr, wR en wR, wr; Zygote: WwRr, wwRr = Schimmel.

Rood (wwRR, wwRR)  $\times$  Wit (WWrr, wwrr)

Gameten: wR, wR en Wr, wr; Zygote: WwRr, wwRr = Schimmel.

Het behoeft geen betoog, dat vele onverwachte fokresultaten te verklaren zijn, door vast te houden aan de verschillende genotypische samenstelling van phaenotypisch gelijke dieren. Maar toch moeten nog meer hypothesen gesteld worden, om uit de moeilijkheden te komen. Daartoe neemt LAUGHLIN aan een „occasional intrazygotic inhibition and reaction” van chemischen aard. Hij beschouwt R als een enzym, W als antistof. De concentratie van W beslist over het lot van R. Deze factor kan door W vertraagd worden, doch ook vernietigd. Daarbij gaat W echter ook zelf te gronde. Het eerst wordt altijd groep I aangetast. Er zijn 7 mogelijkheden, waarvan LAUGHLIN er 6 gerealiseerd ziet. Het zou ons te ver voeren, als wij hierop nader wilden ingaan; een uitvoerig referaat van deze studie vindt men in het Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre Bd 12, 1914. Met opzet heb ik echter LAUGHLIN's verklaring wat uitvoerig weergegeven, om te laten zien, hoe ingewikkeld de verschijnselen zouden zijn, indien de foutenbronnen niet in aanmerking genomen werden en tot welke onderstellingen zij den onderzoeker voeren. Dezen zelf zal de verklaring vermoedelijk niet zoo gewrongen schijnen, daarvoor heeft hij zich te veel in het probleem verdiept, maar de buitenstaander ziet van de boomen het bosch niet meer. Zeer gerechtvaardigd is dan ook de felle kritiek, waaraan WALTHER (5) deze publicatie onderwerpt. Hij wijst er op dat het samenvatten van gevlekt en „roan” volstrekt ontoelaatbaar is. En verder wijst hij de voornaamste foutenbronnen aan, te weten: 1° verkeerde boeking, 2° veran-

dering van het phaenotype tijdens het leven, 3° transgressie van de heterozygoten naar de zijde van beide onderdieren. Toch moeten wij erkennen, dat er punten zijn in LAUGHLIN's opvatting die niet verwerpelijk zijn te achten. Ten eerste de tegenstelling tusschen dominant en recessief wit. Wij zullen die ook in den loop van ons verslag leeren kennen. In ons land is bijv. de witte kop van het Groninger vee en het laken der Lakenvelders dominant. De vlekteekening van het Friesch-Hollandsch veeslag is recessief, althans ten opzichte van Lakenvel. Of zij het ook is ten opzichte van effenkleurigheid, is nog de vraag, zooals we straks zullen zien.

WENTWORTH neemt „schimmel” als een afzonderlijke factor aan:  $P;p$  is dan rood.  $R$  is kleur tegenover  $r$  wit. Ook deze onderstelling kan de feiten niet bevredigend verklaren, zooals SEWALL WRIGHT zeer duidelijk uiteen zet. Uitgaande van de onderstelling dat de verschillende kleuren bij het Shorthorn-vee in evenwicht zijn, berekent hij hoe de diverse combinaties welke mogelijk zijn, bij paring volgens het toeval, zullen moeten uitkomen wanneer men een, en wanneer men twee factoren aanneemt. Speciaal de paringen: Rood  $\times$  Wit en Schimmel  $\times$  Schimmel worden nagegaan. Inderdaad zijn de uitkomsten zoodanig, dat bij een populatie die, wat de kleur betreft vrijwel volgens het toeval voortplant, de overeenstemming met één-factor-kruisingen niet beter kan worden gewenscht.

Wij hebben bij deze Shorthornstudies wat langer stilgestaan, omdat wij hier een wit zagen dat noch dominant noch recessief, doch intermediair schijnt te zijn, terwijl wij de beide andere toestanden in ons onderzoek zullen ontmoeten.

Het wit dezer Shorthorn's is noch recessief noch dominant want „schimmel”-kleur is intermediair. Er zijn dus drie toestanden waarin het wit optreedt bij verschillende rassen of slagen. LLOYD-JONES en EVVARD (4) wijzen nadrukkelijk op het verschil tusschen Chillingham-vee, wit met donkere stippen, waaruit nu en dan zwarte en donkerbruine kalveren voortkomen, eenerzijds, en Pembroke en Highlandvee, waar dat wit met donkere stippen bij uitzondering te voorschijn treedt, niettegenstaande het er steeds uitgefokt wordt. Hier is het wit dus stellig recessief.

Men vraagt zich af of men hier met drie verschillende factoren te doen heeft, of met één kleurfactor, die bij verschillende rassen

in verschillende mate tot uiting komt, tengevolge van uitwendige of inwendige invloeden.

Ook over de betrekking tusschen zwart, rood en wit loopen de meeningen uiteen.

WILSON (7) neemt aan dat ze behooren tot eenzelfde serie van allelomorphen, die hij polygame factoren noemt. De verhouding stelt hij zich als volgt voor :

BB zwart

BR zwart RR rood

BW blauwschimmel, RW roodschimmel WW wit

WRIGHT daarentegen stelt WW als wit, ee als rood voor. Een blauw-schimmel is volgens WILSON BW, volgens WRIGHT EeWW. Toetsen we nu deze formules aan de kruising:

Wit Shorthorn  $\times$  zwart Galloway = blauwschimmel.

Roodschimmel Shorthorn  $\times$  zwart Galloway = Blauwschimmel + zwart.

Van 26 kalveren in  $F_2$  waren 6 op eenigerlei wijze rood gekleurd, (4 geheel rood, 1 rood en wit, 1 roodschimmel). Dit is, met andere feiten hier verder voorbij te gaan, een duidelijk bewijs voor de onafhankelijkheid der factoren.

## 2. Teekening.

Naast de kwestie van de beteekenis der kleurfactoren, boezemt ons hier de teekening belang in. Wat is daarvan bekend? Het wit van de vlekteekening wordt onafhankelijk van de aanwezige kleur overgeërfd b.v. Roode Witkop Herefords geven met effenkleurig zwarte Angus, zwarte Witkop kalveren. Een eenvoudige overervingswijze heeft de vlekteekening overigens zeker niet. Uit 2 effenkleurig roode koeien kunnen volgens WILSON bij Shorthorns, roodwitgevlekte ontstaan *en omgekeerd*. WENTWORTH bevestigt dit.

Hiermede zijn de bevindingen van KIESEL (1) niet in overeenstemming. Effenkleurige Limburger koeien gekruist met Duitsch bont gaf een  $F_1$ , die intermediair was (onvolkomen gevlekt). Hier zou dus de vlekfactor *onvolkomen dominant* zijn.

Terugkruising met L vader gaf 51  $P_1F_1$ , dieren waarvan 22 eenkleurig, 29 gevlekt (theoretisch verw. 25.5). Terugkruising met gevekten vader gaf 84 gevlekte kalvers van 90. De afwijking van de verhouding 90—0 wordt op onvermijdelijke fouten teruggevoerd. 36 daarvan waren geheel als het vadersras, 34 als  $F_1$ , van 14 wordt

niets gemeld. Ook bij de eerste terugkruising heette deze verhouding tusschen de gevlekten te bestaan. Het is echter duidelijk dat hier alle gevlekten heterozygoot en duseenvormig intermediair moesten zijn.

Wij nemen hier de gelegenheid te baat even te wijzen op een ander merkwaardig geval, waarin het bont domineert over effenkleurigheid, n.l. op de kruising van Jersey met zwartbont Hollandsch vee. Deze kruising is zoover ons bekend niet beschreven, ze werd uitgevoerd door den Heer B. WILTON te Rotterdam. De  $F_1$  dieren waren alle min of meer bont.<sup>1)</sup>

Overigens is aangaande de factoren die vlekteekening beheerschen niet veel bekend. WRIGHT vraagt zich af of de verschillende goed onderscheiden typen van bont, als Wit- en Blaarkop, Lakenvelder, Hollandsch (door hem Holsteins genoemd), Ayrshires e.a. genetisch en physiologisch onafhankelijk van elkaar zijn of dat zij een gemeenschappelijk element hebben. Hij wijst er dan op dat bij *Cavia's* al deze teekeningen en nog meer, kunnen te voorschijn treden in één worp van een stam die wat de totale hoeveelheid wit betreft, vrijwel constant is. Intusschen hebben MAC CURDY en CASTLE bewezen, dat door selectie een tendenz tot een bepaald patroon kan worden teweeggebracht. WRIGHT voelt daarom veel voor twee soort factoren, eenvoudig uitgedrukt: factoren die de hoeveelheid wit bepalen en factoren die de verspreiding daarvan over het geheele lichaam bepalen. Is die onderstelling juist dan zouden de drie hierboven genoemde typen van bonte runderen kunnen overeenstemmen in de eerste en verschillen in de tweede categorie van factoren. Hij voegt er aan toe dat, voor zoover hem bekend is, tot dusverre Mendelsche verschillen van de tweede soort nog nimmer bij eenig zoogdier zijn aangetoond. Wij zullen straks zien dat onze onderzoekingen aan deze onderstelling geen steun verleen.

In het bovenstaande hebben wij alleen die literatuur aangaande kleur en teekening bij rundvee besproken, welke voor ons eigen onderzoek van belang was. De in de literatuuropgave niet opgenomen titels zijn ons slechts uit referaat bekend. Wij zagen dat zoowel de verhouding van wit tegenover zwart en rood als de kwestie, der vlekteekening nog verre van opgehelderd zijn. In 't bijzonder

---

1) Aangaande deze proeven, die in het verdere verloop merkwaardige resultaten opleverden, zal ongetwijfeld later uitvoerig worden bericht.

ten aanzien van de verschillende soorten van vlekteekening zal door het verder volgende misschien eenig licht worden ontstoken.

### III. Eigen onderzoek.

Zuiver experimenteele gegevens omtrent erfelijkheidsvraagstukken bij rundvee zullen wel altijd een vrome wensch blijven. Daar, waar deze langs proefondervindelijken weg worden aangevat, zal men nimmer kunnen eischen, dat van het uitgangsmateriaal de fokzuiverheid, c. q. de genetische samenstelling te voren experimenteel werd vastgesteld. In dit opzicht zullen dus de uitkomsten van kruisingsproeven bij rundvee niet die bewijskracht bezitten, welke aan die met kleine en snelvoortplantende dieren eigen is.

Wat bij runderkruisingen gedaan kan worden is slechts dit: de omstandigheden zooveel mogelijk aan de eischen van zuivere experimenteele erfelijkheidsstudie gelijk maken en nagaan of de uitkomsten vergelijkbaar zijn met die van onaanvechtbare proeven.

*Materiaal:* Het uitgangspunt van het onderzoek werd gevormd door de paring van een lakenvelder stier met een aantal zwart- en roodbonte pinken in een pinkenwei te Havelte. Reeds in 1916—17 was het gebleken dat een dergelijke paring lakenvelder en zwarte kalveren gaf. Daar echter noch aangaande den stier, noch aangaande de pinken en de kalveren voldoende betrouwbare gegevens waren te verkrijgen, werd de proef beter voorbereid in 1918—'19 herhaald.

In hoeverre konden wij toen aangaande de genetische samenstelling van ons materiaal zekerheid verkrijgen?

De gebruikte *stier*, behorende tot de lakenvelder stal te Havelte, ingeschreven in het Lakenvelder Rundvee Stamboek als Albert Wassenaar, Gl., is afkomstig uit de stal Duindigt van W. JOCHEMS te Wassenaar, alwaar hij was ingeschreven als D42.

Wij geven hieronder zijn afstamming:

		V. Lage Vuursche (Lakenvelder)
Albert Wassenaar	V. Beste	M Truus (Lakenv. m. witte voeten)
D42	M. Vaarsje (Lakenvelder)	

Van hem zijn dus de ouders alsmede de grootouders van vaders zijde als lakenvelders bekend. Vader en grootvader waren beide heterozygoot wat de zwarte kleur betreft.<sup>1)</sup> De moeder schijnt wel

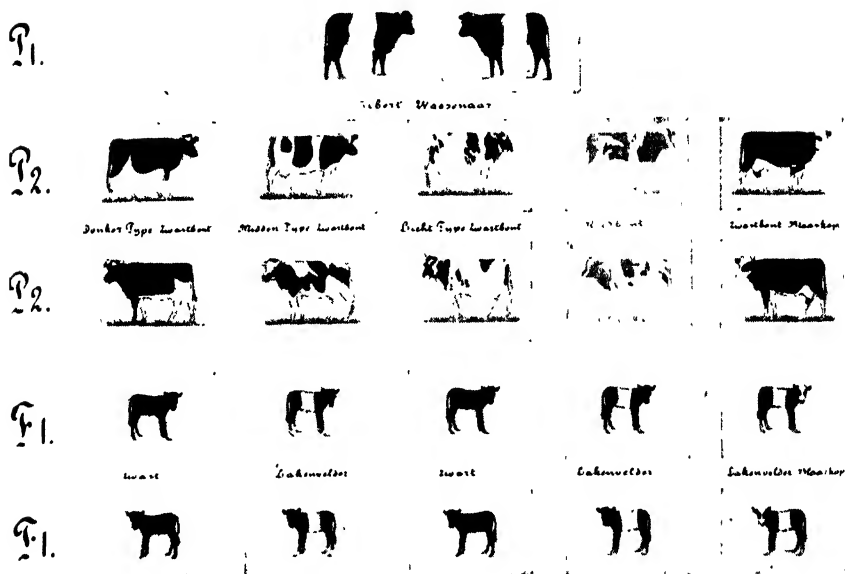
1) Dit wil zeggen heterozygoot zwart-rood.

homozygoot in dit opzicht te zijn geweest, tenminste zij gaf 5 kalveren, waarvan 3 met Lage Vuursche en 1 met Beste, alle zwart. Wij zullen straks bij de bespreking der resultaten der pinkenproef nagaan, of Albert Wassenaar en zijn voorgelacht voor de lakenvelder teekening homo- of heterozygoot moet worden geacht.

*De pinken.* De vrouwelijke bevolking der pinkenwei bestond uit 88 een- en tweejarige koeien. De tweejarige kwamen meest drachtig in de wei. Het waren er ongeveer twintig. Van de overigen bleven

## PLAAT 1.

*Kruising Lakenvelder x Mont Vee. Pinkenwei. Havelte.*



twee gus, 4 zetten het kalf ontijdig af. Door verandering van eigenaar konden wij den uitslag van het kalven bij 10 stuks niet nagaan. Van 54 pinken werden de kalveren geregistreerd. Die moederdieren waren als volgt geteekend: 1 zwartblaard, 6 roodbont, 47 zwartbont. De zwartbonten varieerden sterk in de uitgebreidheid der witte partijen. De meeste dieren behoorden tot de in de omgeving van Meppel veel gefokte zwarruggen (zie plaat 1 fig. 1.) Ook lichtbonten ontbraken niet zooals uit fig. 3 pl. 1 blijkt. Wij meenen deze verzameling koeien als een populatie van bonten te

kunnen beschouwen, die ten opzichte van de factoren, waarmee wij te doen hebben, homozygoot kan worden geacht.

*Zekerheid aangaande het vaderschap.* De pinken werden op 5 Mei 1918 in de pinkenwei te Havelte gebracht. De stier werd dien zelfden dag daarin toegelaten. Andere stieren waren niet in de buurt aanwezig. De eerste kalvers van niet-drachtig in de wei gebrachte pinken werden geboren tusschen 10 en 15 Februari 1919. De vader daarvan was dus stellig Albert Wassenaar. Voor de enkele pinken die later dan 5 Mei 1918 in de weide gebracht werden, kon telkens op dezelfde wijze door vergelijking der data van intree in de wei en van afkalven, het vaderschap worden vastgesteld.

*Wijze van onderzoek.* Onze kennis van den uitslag der proef berust ten deele op mondelinge en schriftelijke mededeelingen der eigenaars der pinken, ten deele op eigen waarneming. De geboren stierkalveren worden bijna zonder uitzondering nuchter verkocht; dit geschiedde natuurlijk ook hier, en waar de eigenaars der koeien zeer verspreid woonden, n.l. resp. in Meppel, Staphorst, Rouveen, Nyeveen, Kolderveen, Wanneperveen, Wapserveen, Steenwijkerwold, Havelte, Ruinerwold, Koekange, Uffelte en Smilde, konden de meeste stierkalveren niet worden bezichtigd, en moest in dezen worden afgegaan op mededeelingen. In hoeverre zijn deze betrouwbaar te achten? Naar onze meening mag men aannemen, dat de mededeelingen te goeder trouw en naar waarheid zijn gedaan. Den eigenaars der pinken was bij circulaire in het najaar van 1918 mededeeling gedaan van het feit dat hunne dieren, voor zoover niet drachtig in de weide gekomen, aldaar gedekt waren door een stier, met lakenvelder teekening, stammende uit een familie met hoog vetgehalte. Hun werd verzocht bij gezonden bedrukte briefkaart de geboorte van een kalf te melden, onder vermelding van kleur en teekening daarvan. Een deel der boeren voldeed aan dit verzoek, waarbij valt op te merken dat de meeste dezer mededeelingen betrekking hadden op vaarskalveren. De boeren bleken later in de meening te verkeeren dat de stierkalveren voor ons van geen belang waren. De ingezonden mededeelingen der kalveren welke gecontroleerd konden worden, waren alle volkomen correct. Waar het gold mondelinge mededeelingen aangaande dieren die terstond afgeslacht waren, werden zooveel moge-



lijk nadere inlichtingen ingewonnen bij bureu, familieleden, knechts der betrokkenen. Ook hierbij bleek steeds de betrouwbaarheid der opgaven.

Bijzondere aandacht werd geschonken aan de controle der opgaven betreffende geboren zwartbonte kalveren. Aangezien, zooals aanstonds zal blijken, dergelijke dieren slechts bij uitzondering uit de kruising Lakenvel  $\times$  Bont optreden, werd eerst door ons vermoed, dat de opgaven daaromtrent van één boer, onjuist zouden zijn. Het toeval wilde, dat drie dezer dieren, voorgekomen in een stal met 8 pinken, alle stierkalveren waren en dus opgeruimd werden. Aangaande twee van deze drie hebben wij ons intusschen zekerheid kunnen verschaffen; zij waren inderdaad zwartbont met witte vlam over dij en schoft. Vermoedelijk was het derde dier ook bont, maar daar dienaangaande een tegenstrijdigheid tusschen de mededeelingen van den eigenaar en zijn familie heerscht, zal dit dier als zwart of bont worden vermeld.

Op de aangegeven wijze werden geregistreerd

door eigen waarneming:	20
door schriftelijke en mondelinge mededeelingen:	14
door mondelinge mededeelingen:	21

#### *Uitslag der proefneming.*

Er werden geboren:

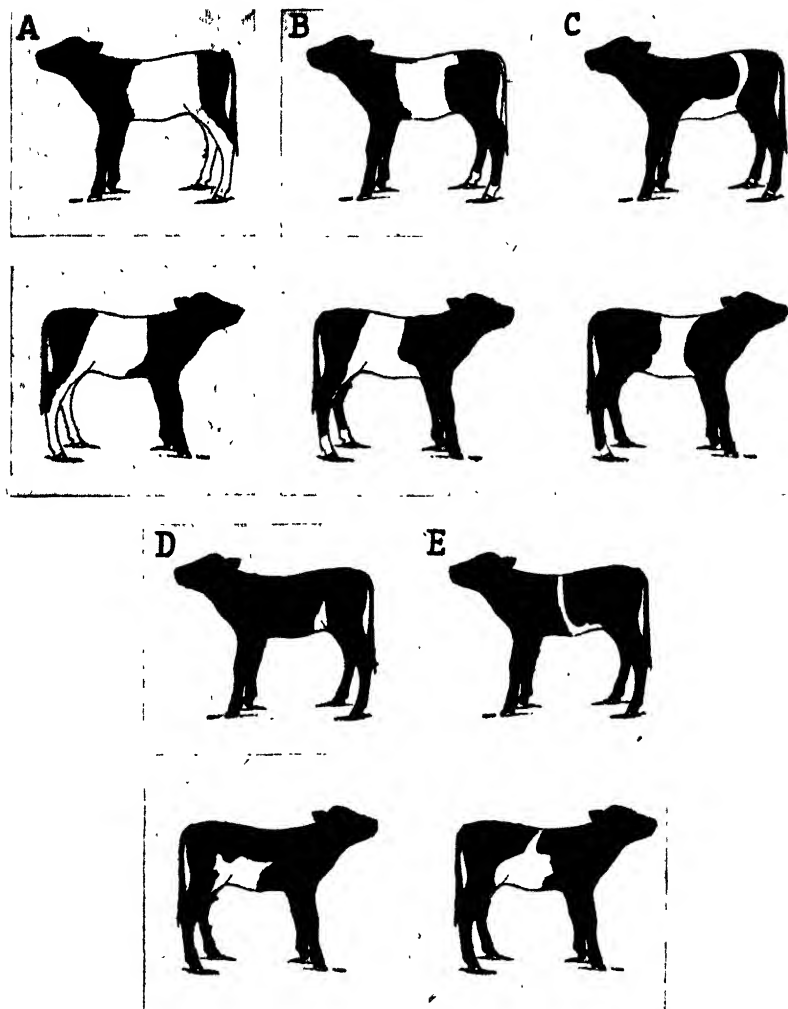
- 27 lakenvelder kalveren
- 24 of 25 zwarte „
- 3 of 4 zwartbonte „ <sup>1)</sup>

Onder lakenvelders zijn gerekend alle kalveren waarbij zuivere of onzuivere lakenvelder teekening op de romp voorkwam. Onder onzuivere teekening wordt verstaan een afteekening met witte voeten, en een onregelmatig of abnormaal laken als in fig. A-C plaat 2 aangegeven. Het zal straks blijken dat onzuivere lakenvelders genotypisch stellig als lakenvelders zijn te beschouwen. In zeer enkele gevallen komt een zoodanige reductie der teekening voor, dat men den indruk krijgt met een overgangsvorm te maken te hebben,

<sup>1)</sup> Het aantal beschreven kalveren is een meer dan in mijn mededeeling: *Cultura* Juli-Aug. 1919, aangezien sedert het verschijnen daarvan nog een kalf, nog wel een bont, kon geverifieerd worden.

tusschen lakenvel en zwart. Dit geval behoort echter tot de uitzonderingen. In de hierbeschreven proef is wellicht het dubieuze kalf zulk een geval geweest. De twee typen zijn anders als zoodanig volkomen van elkaar te onderscheiden.

PLAAT 2.



De zwarte kalveren kunnen zijn absoluut pikzwart, of wel zwart met een weinig wit. Het wit kan zich dan bevinden: aan de uier tot onder de staart, resp. aan de penis, vlak boven de hoeven,

aan de staarttop, en als kleine kol aan den kop. Zooals boven gezegd werd, kan zich bij uitzondering het wit onder aan de buik uitbreiden tot een vlek aan de zijde, waardoor een overgang tot de lakenvelteekening gevormd schijnt te worden. (Plaat 2 D en E.)

De zwarte kalveren die eenig wit vertoonen, worden zeer gemakkelijk onderscheiden van zeer donkere exemplaren van het zwartbont veeslag, doordat bij extreme zwartbonten aan de buik en borst tot aan het kossem toch altijd een witte strook voorkomt. Bovendien vertoont in de beschreven uitzonderingsgevallen het wit zich ter plaatse waar bij donkere bonten zwart voorkomt.

De bonte kalveren waren volgens de beschrijving typische exemplaren met witte vlammen langs schoft en zijden.

Hoe staat het met de kalveren te Havelte verkregen door zuivere teelt van Lakenvelders?

Er werden tot dusverre geboren 9 kalveren: 3 stierkalveren afkomstig van stier A. Dijkstra te Gripskerk, te weten 2 rood lakenvelders met witte achtervoeten, en één sterk misteekende zwart lakenvelder; van een vaarskalf was de vader onbekend; van 5 (3—2), wier vader Albert Wassenaar is, was 1 pikzwart (♂), 2 (♂♂) waren geheel zuiver geteekend, de 2 overige (♀♀) hadden een eenigszins onregelmatig laken, bij één waren 2 achter- en 1 voorvoet wit. Plaat 3 geeft een overzicht van het resultaat dezer 5 paringen met Albert Wassenaar.

Wij zien dus twee opmerkelijke feiten in zuivere teelt van lakenvelders: 1e dat pikzwarte d.w.z. effenkleurige kalveren kunnen optreden, 2e dat sterk misteekende kalveren geboren worden.

Er treden zooals wij zagen bij de kruising Lakenvel  $\times$  Bont drie wel onderscheiden typen op: Lakenvelders, Zwart en Bont. Roode haarkleur kwam niet voor. Ook niet bij de kalveren der 6 roodbonte koeien. De stier Albert Wassenaar was dus zuiver voor zwarte haarkleur. Het kalf van de zwartblaaarde koe was lakenvel met blaarkop, waarmede dus bevestigd wordt, de bevinding dat blaarkop over zwartkop domineert.

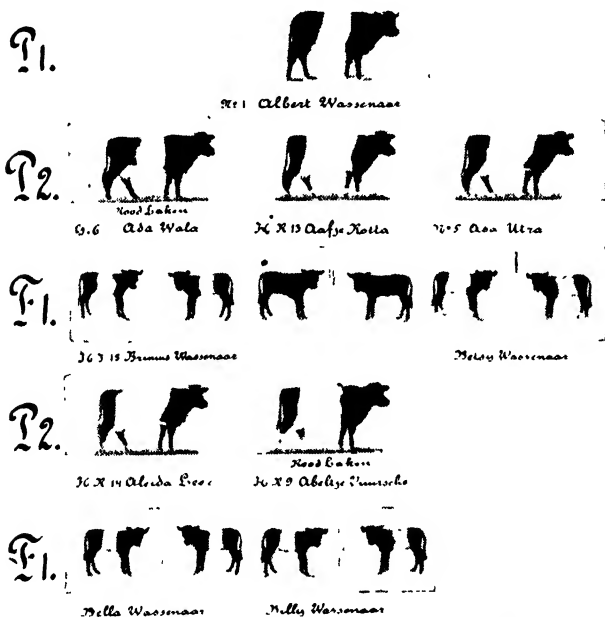
Ter bevestiging van onze bevindingen heb ik materiaal verzameld uit de practijk betreffende fokkerij van lakenvelders in zuivere teelt en kruising van lakenvelders met andere veeslagen. Ik dank dit voor het grootste deel aan de welwillendheid van den heer W. Jochems te Wassenaar, die alle gegevens betreffende zijn

lakenvelder stam op Duindigt ter bewerking afstond, en aan de zoo heuschelijk door den heer E. van Muilwijk, secretaris der Vereeniging Het Lakenvelder Stamboek, medegedeelde waarnemingen, betreffende kruisingen in de Betuwe verricht. Al deze gegevens werden voorzoover dit nog kon geschieden, door mij gecontroleerd.

Allereerst werd nagegaan, of het feit dat zich op de boerderij

PLAAT 3.

*Zuivere Teelt van Lakenvelder Vee.*



*Sjal Houwink.  
J. Gavelte.*

te Havelte had voorgedaan, n.l. dat uit Lakenvel  $\times$  Lakenvel een zwart kalf werd geboren, een geregeld voorkomend verschijnsel was. Inderdaad bleek dit het geval te zijn. Op Duindigt werden tusschen 1912 en 1918 in zuivere teelt op 45 kalveren 6 effenkleurige geboren en daarvan was er één geheel roodbruin. Blijkbaar bezitten dus de Lakenvelders een factor voor effenkleurigheid welke, om in de terminologie van BATESON te blijven, hypostatisch is ten opzichte van de lakenvel factor. Ze is onafhankelijk van de

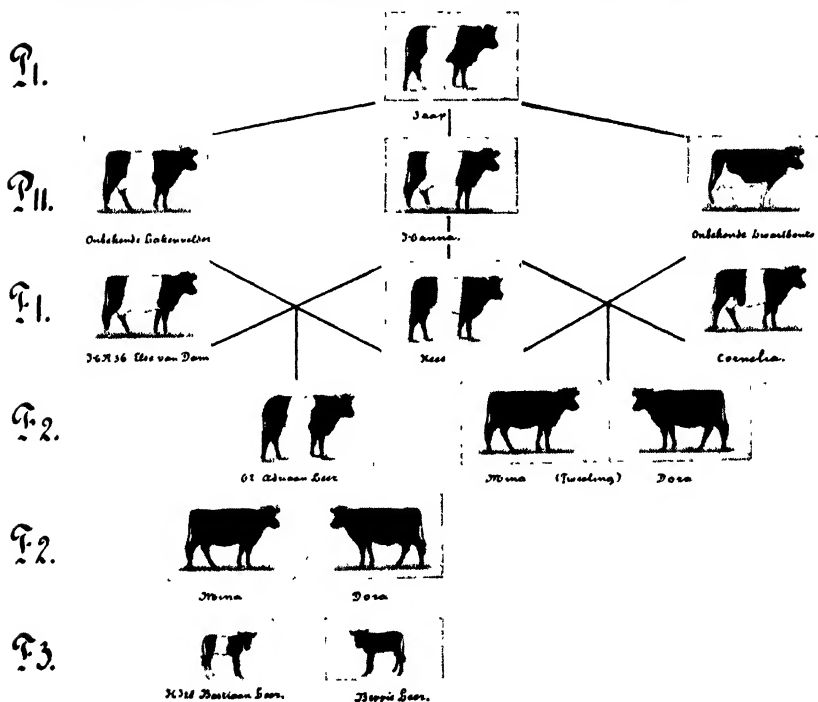
haarkleurfactor, doch treedt, bij het ten opzichte van zwart, hypostatisch rood natuurlijk minder vaak op.

Ook in den stal van den heer A. KON te Leerdam traden meer-malen zwarte kalveren op, zoowel bij paring van lakenvel met lakenvel als bij kruising met bont.

Wij plaatsen hier een stamboom die aan dien stal ontleend is, en

PLAAT 4.

*Zuivere Teelt van Lakenvelders. Stam Kon Leerdam.*



voor ons doel eenige geschikte gegevens bevat. Hij is tevens een merkwaardig voorbeeld van familieteelt. (Plaat 4.)

Stal A. KON Leerdam.

P1	Jaap (l. v.)	
P2	Onbek. Lakenv.	Hanna (l. v.) Zwartbonte
F1	Else van Dam l. v. × Kees (l. v.) × Cornelia (l. v.)	
F2	Adriaan Leer l. v. G2	een tweeling
		Mina (zwart) Dora (zwart)

Adriaan Leer (l. v.) G2

	Pikzwarte Mina	Pikzwarte Dora
F3	Bastiaan Leer (zuiver l. v.)	Beppie Leer (pikzwart)

Adriaan Leer G2  $\times$  Dirkje Dam HR 32 gaf ook een zwart kalf. De afstamming van Dirkje Dam is mij onbekend.

Wij noteeren dus, dat effenkleurige kalveren niet slechts uit Lakenvel  $\times$  Bont ontstaan, doch eveneens uit Lakenvel  $\times$  Lakenvel. De vraag doet zich aan ons voor of in dit laatste geval het hebben van een bonte onder de laatste voorouders, zooals bij Cornelia noodzakelijk is.

Voorshands is daarop nog geen antwoord mogelijk.

Uitgaande van de resultaten der kruising Lakenvel  $\times$  Bont en van de paring van Lakenvelders onderling zullen wij nu nog moeten nagaan wat er bekend is over de verdere kruisingen die tusschen de verschillende typen mogelijk zijn. Het materiaal zal vermoedelijk schaars zijn, want het belang der praktijk brengt deze kruisingen niet mede.

Dit geldt niet van de reciproke kruisingen der eerstgenoemde n.l. Bont  $\times$  Lakenvel. Het geval kan zich voordoen, en heeft zich inderdaad reeds voorgedaan, dat een fokker van Lakenvelder vee, het exterieur en de productie zijner dieren willende verbeteren, daartoe zijn Lakenvelder koeien door een zwartbonten stier laat dekken. Welke zijn b.v. de resultaten geweest, die de heer JOCHEMS gehad heeft met zijn zwartbonten stier Frans 76. Ook hier zijn de drie typen opgetreden. die in de pirkenweiproef ontstonden Lakenvel, zwart en bont. Toch zijn er aanmerkelijke verschillen daarmee. Allereerst dit: zwart en bont traden slechts resp. 2 en 1 maal op. 18 kalveren waren lakenvel, doch daarvan bezaten slechts twee zuivere teekening, bij 4 waren de beenen ten deele wit; de overige 12 waren sterk misteekend. De misteekening bestond hier in een veel te breed laken, vaak zoo breed dat slechts kop en hals vooraan, en de broek achteraan zwart waren, terwijl de beenen geheel in het witte veld waren opgenomen. Er rijzen nu verschillende vragen:

10. Waarom was de getalsverhouding der typen hier geheel anders, dan bij de reciproke kruising?

Antwoord: omdat de lakenvelder koeien genotypisch veel meer

verschillend waren dan de bonte koeien. Wij moeten ons wel voorstellen dat de vlekteekening ten opzichte van lakenvel hypostatisch is. Het ligt voor de hand, om aan te nemen, dat de stier Albert Wassenaar heterozygoot was voor de lakenvelteekening, terwijl onder de koeien van JOCHEMS dit slechts enkele waren. Inderdaad werden de zwarte kalveren met Frans 76 voortgebracht door twee koeien, die ook vroeger met lakenvelder stieren reeds dit type hadden gegeven.

20. Was het Lakenvelder type bij de Frans kalvers sterker beïnvloed door de bontfactor dan bij de Albert Wassenaar producten?

Afgaande op de gegevens vanwege den heer JOCHEMS verstrekt moeten we aannemen van ja. Maar te constateeren valt, dat ook, al waren hier de afwijkingen in de teekening geringer, bij de kinderen van Albert Wassenaar slechts sporadisch een enkel geheel zuiver exemplaar was te vinden. In sommige gevallen waren alleen witte sokken aanwezig. De meerderheid der kalveren had althans tot halverwege den hak witte achterbeenen. Verbinding tusschen het wit van romp en beenen kwam ook hier voor. Met dat al was toch de afwijking van de juiste lakenvelteekening hier niet zoo belangrijk als bij de kalveren van Frans 76. Ook het verdere beschikbare materiaal over kruising van Bont  $\times$  Lakenvel en omgekeerd, wijst op het overheerschen der lakenvelteekening, echter met inboeten van de zuiverheid.

Ziehier nog eenige voorbeelden: Stal KOLFF, Deil (Gld.).

P. 1. Janna van Deil  $\times$  Bertus N. R. S. 2534s  $\times$  Hilleke van Deil  
L. S. HR 48 L. S. HR 49

F. 1. Adriaan van Deil A'  $\delta$   
Lakenv. met 2 w. achter- lakenv. met 4 w. sokken  
beenen en 2 w. voorhoeven

Stal A. KON, Leerdam. (Plaat 5.)

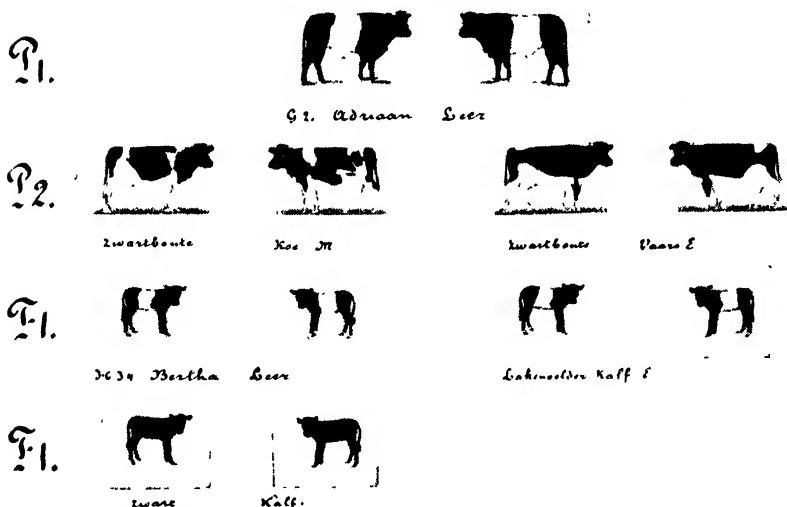
Adriaan Leer L. S. G2.

P2 Zwartbonte koe M. Vaars E1.  
F1 1918 Bastiaan Leer HJ 28. 1919 Kalf E.  
2 witte achtervoeten. zuiver behalve 2 w. hoefjes.  
1919 zwart kalf.

Wij zien dus wel dat de lakenvelders die uit de paring van

PLAAT 5.

Kruising van Lakenvelder x Zwartbont Vee.



lakenvelder  $\times$  Bont ontstaan, zeer sterk kunnen varieeren. Is deze misteekening een modificatie of is zij overerfelijk? Het komt mij waarschijnlijk voor dat modificatie hier een rol speelt en wel vooreerst omdat ook in zuivere teelt van lakenvelders steeds misteekende kalveren geboren worden, en vervolgens omdat er aanwijzingen zijn, dat uit sterk misteekende lakenvelders, zelfs indien deze met bonten worden gepaard, kalveren kunnen voortkomen met zuiverder teekening dan het ouderdier bezit.

B.v.: Stal A. KON, Leerdam.

P1 Jaap Lv.  $\delta$   $\times$  Zwartbont  $\gamma$ .

F1 Zeer onzuivere lakenvelder  $\gamma$   $\times$  Zwartbont  $\delta$ .

F2 I Lakenvelder met veel wit, doch zuiverder dan F1.

II Lakenvelder op 2 witte sokken na zuiver.

Resumeerende kunnen wij dus zeggen, dat uit kruising van Lakenvelder met bonte koeien drie typen kunnen ontstaan: Lakenvelders, Effenkleurige en Bonten. Voorts kan de haarkleur natuurlijk bij elk dezer typen zijn: zwart of roodbruin; er zijn dus ten slotte 6 verschillende vormen te verwachten.

Ten einde nu het onderling gedrag dezer typen nader te leeren kennen, speciaal te weten te komen hoe de eenkleurige kalveren



genotypisch zijn samengesteld, zal het noodig zijn deze dieren te paren met vertegenwoordigers van alle drie typen. Tot dat doel zijn dit jaar eenige zwarte kalveren aangekocht, een stierje en eenige vaarskalveren, alle kinderen van Albert Wassenaar, ten einde onze proeven in deze richting voort te zetten. Te zijner tijd hopen wij den uitslag daarvan te kunnen mededeelen. De stier A. Wassenaar en één of of meer lakenvelden koeien worden thans overgebracht naar Canada om te dienen voor kruisingen met andere runderrassen.

Laat ons voor het oogenblik zien, welke gegevens ons reeds ten dienste staan.

Onder fokkers van lakenvelder vee wordt de meening verkonigd, dat uit pikzwarte kalveren goede lakenvelders te fokken zijn; van daar dat deze dieren nog al eens voor de fok zijn aangehouden. Daartoe worden deze dieren meestentijds met lakenvelders gepaard. Ons zijn 6 gevallen bekend van lakenvel  $\delta \times$  zwart  $\varphi$ . Twee daarvan zijn boven reeds vermeld in de stamboom gegeven op pg 151. Bij deze was één kalf lakenvel, één zwart. In de overige vier gevallen werden steeds zwarte kalveren geboren, zij zijn alle uit de stal Duindigt afkomstig.

Eén zwart kalf werd ons getoond dat afkomstig zou zijn uit bont  $\times$  zwart.

#### *Genetische samenstelling.*

Op grond van de boven reeds vermelde onderstelling, dat bonte koeien gezien het hypostatisch karakter van de vlekfactor tegenover lakenvel wel homozygoot voor die factor zullen zijn, terwijl de lakenvelders, door hun weinige talrijkheid en het overheerschen der lakenvelfactor, heel wel heterozygoot voor hun teekening kunnen zijn, mogen we uit deze spaarzame gegevens wel afleiden dat Lakenvel  $>$  Effenkleurigheid  $>$  Bont.

We kunnen dan trachten de genetische samenstelling van onze drie typen nader te verklaren, en zullen ons daarbij voor 't oogenblik aan de Presence-and-absence hypothese houden

Noemen wij  $L \equiv$  lakenvelteekening.

$l$  = de afwezigheid daarvan.

$E$  = effenkleurigheid (uitbreidingsfactor).

$e$  = afwezigheid daarvan, zich uitend in vlekteekening.

Onze lakenvelders zullen dus zijn LL, of Ll. De zwarten en bonten zeer waarschijnlijk ll, en wel de zwarten resp. lIEE of lIEe, de bonten llee. Of onder de lakenvelders de drie mogelijkheden EE, Ee en ee kryptomeer aanwezig kunnen zijn, laat zich aan de hand van het voorhanden materiaal niet met zekerheid uitmaken. De uitslag van onze pinkenproef, hoe onvolkomen deze als erfelijkheidsexperiment nog wezen mag, doet ons vermoeden dat dieren van de samenstelling LlEe dus diheterozygoten, het meest zullen voorkomen. En wel om de volgende reden. De uitkomst Lakenvel : Zwart : Bont = 27 : (24 of 25) : (4 of 3), geeft te zien een verhouding die sterke gelijkenis vertoont met wat men bij factoren-afstooting opmerkt. Men zou hier bij toepassing van de reduplicatie serie 1 : 7 : 7 : 1 voor de gameten LE : Le : lE : le bij paring daarvan met de gameten le der bonte koeien verkrijgen :

$$\begin{array}{l} 1 \text{ LlEe} : 7 \text{ llee} : 7 \text{ lIEe} : 1 \text{ llee, of} \\ \hline 8 \text{ lakenvelders} : 7 \text{ effenkl.} : 1 \text{ bonte} \end{array}$$

dat is op 55 exemplaren :

$$\begin{array}{l} 55/16 \times 8 = 27\frac{1}{2} \text{ lakenvelders;} \\ \text{,,} \quad \times 7 = 24\frac{1}{16} \text{ effenkleurigen;} \\ \text{,,} \quad \times 1 = 3\frac{7}{16} \text{ bonten.} \end{array}$$

Inderdaad een verrassende overeenkomst met de werkelijke bevindingen.

Wij hebben hierbij aangenomen dat de stier Albert Wassenaar de genetische samenstelling LlEe bevat. Bestaat inderdaad de waarschijnlijkheid dat dit dier Ll was? Ja, want zoowel grootvader als vader van dezen stier produceerden op Duindigt effenkleurige kalveren. Voor de zwarte kleur was de stier stellig homozygoot. Waar deze echter met de uitbreiding van het patroon in geen verband staat, lieten wij die factor achterwege.

Wanneer een factorenafstooting werkelijk bestaat volgens de aangegeven frequentie dan zal bij zuivere teelt van lakenvelders met de genetische samenstelling lIEe de volgende verhouding moeten gelden voor de kalveren: 192 Lakenvelders (129 LE + 63 Le) 63 effenkleurigen, 1 bonte. Uitvoeriger: 1 LLEE, 14 LLEe, 49 LLee, 14 lIEE, 100 lIEe, 14 llee, alle lakenvelders phaenotypisch, 49 lIEE, 14 lIEe alle effenkleurig, 1 llee, bont.

Dit zou verklaren waarom er in zuivere teelt bij lakenvelders practisch geen bonten worden aangetroffen.

Indien werkelijk de factoren L en E zelden samengaan, dan zullen dus dieren van de genetische samenstelling LLEE zeer weinig worden gevormd. Wel treden dieren LLEe en LLee althans tamelijk veel op, en hieruit zou zijn te verklaren dat daar waar reeds lange jaren achtereen lakenvelders gefokt worden, zooals op Kasteel Laag Keppel de geboorte van zwarte kalveren tot het verleden behoort. Volgens ingewonnen inlichtingen strekt zich de teelt aldaar uit over een tijdperk van 36 jaren. De rentmeester en een arbeider, die beiden reeds langer dan dit tijdvak daar werkzaam zijn, verklaarden dat zwarte kalveren nog slechts sporadisch optreden en wel als voor „bloedverversching” een stier van elders is aangekocht. Een verschijnsel waarmee men daar wel heeft te kampen, is het blijven optreden van witte voeten. Ook hierover wil ik een vermoeden uiten, er den nadruk opleggend dat het slechts een vermoeden is.

Ik heb aanvankelijk gedacht, dat de witte voeten van een afzonderlijke eigenschap de uiting waren, en dus waarschijnlijk onafhankelijk van de overige teekening zouden overerven.

De nauwkeurige beschouwing en vergelijking van afbeeldingen der Lakenvelder Stamboekdieren heeft mij tot de overtuiging gebracht dat er tusschen de ontwikkeling van het wit aan de beenen en de uitgebreidheid van het laken een sterke correlatie bestaat.

In de voorbeenen treedt wit op wanneer het laken naar voren ergens overschrijdt de lijn, vlak achter de voorbeenen langs, loodrecht om de romp gedacht; de achterbeenen vertoonen wit, wanneer het laken het kruis en de dijen niet geheel vrijlaat. Nemen we deze begrenzing als voorwaarde voor zwarte voeten aan, dan zien we dat de dieren op de volgende wijze zijn te klassificeeren:

uitbreiding v/h laken	witte voeten	geen w. voeten
zuiver	2	31
voor te ver (2 w. v.)	0	0
achter te ver (2 w. v.)	28	4
voor en achter te ver (4 w. v.)	13	0
achter te ver (4 w. v.)	1	

Er zijn dus 6 a 7 gevallen waarin het niet „uitkomt”, tegen 72 waarin het wel opgaat. De correlatie coefficient is dus 0.846.

Uit het tijdschrift Dutch Belted Cattle, Bulletin and Live Stock

Journal uitgegeven door de D. B. C. Association of America konden wij op 46 foto's deze correlatie nagaan, hier waren 42 gevallen van correlatie aanwezig, zoodat de correlatie coëfficiënt hier 0.840 is. Wederom een verrassend sterke overeenstemming. Overigens is het wel verklaarbaar, uit phaenogenetisch oogpunt gezien, dat hier een correlatie bestaat en het is vooral met het oog op het belang, dat de kennis van de ontwikkeling der kenmerken heeft, dat wij er op wijzen.

Zoodra de afwezigheid van pigment, het zij dan dat die veroorzaakt wordt door een inhibitie-factor, het zij door afwezigheid van het chromogeen zelve, zich uitstrekt tot binnen het rompg gebied waaruit tijdens de ontwikkeling de ledematen ontstaan, ontbreekt het ook in het distale gedeelte der extremiteten. Dit wijst er op, dat reeds bij de eerste aanleg daarvan in het embryo, de potentie tot kleurontwikkeling in het naar de romp gekeerde gedeelte ontbreekt.

Kunnen wij er ons ook een voorstelling van maken, hoe het breede laken, dat dus volgens de opgedane ervaringen bijna steeds met witte voeten gepaard gaat, tot stand komt? We hebben deze vraag nagegaan aan de hand van de gegevens van het Lakenvelder-Stamboek, van stal Duindigt, Laag Keppel en Havelte. Boven bleek reeds dat bij kruising van Lakenvel met bont de ontstane lakenvelder kalveren bijna altijd witte voeten en in meerdere of mindere mate breed laken hebben. Maar ook uit 2 lakenvelders kunnen witwitvoeten geboren worden; uit 2 zuiveren ontstaan ze niet vaak, maar ze ontstaan. Uit zuiver  $\times$  onzuiver komen ze voor zoover onze gegevens thans gaan, voor ongeveer de helft te voorschijn, terwijl uit 2 onzuiveren, voor zoover mij bekend, geen zuiveren voortkomen. Houden we in het oog wat bij voorbeeld in het geval  $Ll\ Ee \times ll\ ee$  uit de verbinding der 1e gameten met 1 LE, 7 LE, 7 lE en 1 le gameten voortkomt, dan krijgt de *onderstelling* dat de *onzuivere lakenvelders* beantwoorden aan de *formule*  $LLee$  of  $Llee$ , eenigen grond. Immers bij de kruising lakenvel  $\times$  bont en omgekeerd traden slechts weinige zuivere lakenvelders op:

$$LlEe \times ll ee = 1 LlEe + 7 Llee + \text{enz.}$$

Bovendien  $LlEe \times LlEe$  geeft zooals boven werd uiteengezet 63 dieren  $ee$  tegen 129  $EE$  en  $Ee$ , terwijl uit onzuivere Lakenvelders  $Llee \times Bonten\ ll ee$  behalve bonten slechts onzuivere

lakenvelders mogen voortkomen, wat overeenkomt met de werkelijkheid. In de meeste ons ter kennis gekomen gevallen traden onzuivere lakenvelders op, enkele bonte kalvers werden opgeteekend. Ook hier dus weer een aanwijzing dat bij het onzuivere Lakenvelderouderdier met de formule Llee de gameten Le vaker gevormd worden dan le. Voor deze formule pleit zeker dat, tenminste voor zoover mij bekend, uit de hier bedoelde kruising onzuiver  $\times$  bont *geen* zwarte kalveren werden verkregen, wat eveneens in overeenstemming is met de gemaakte onderstelling.

Al hebben wij reeds vrij wat gegevens in ons bezit over de genetische samenstelling der onderzochte typen, in verschillende opzichten dient dit toch nog te worden uitgebreid. Niet alleen moet acht geslagen worden op het verschijnen van bonten uit de paringen lakenvel  $\times$  lakenvel, maar ook de paringen lakenvel  $\times$  effenkleurig, effenkleurig  $\times$  effenkleurig en effenkleurig  $\times$  bont moeten worden nagegaan. Eerst dan zal zekerheid zijn te verkrijgen betreffende de samenstelling van onze lakenvelders. Toch is reeds nu aangetoond, dat een samenhang der verschillende typen van vlekteekening, als WRIGHT door zijn hypothese van twee soort factoren wilde aannemen, niet bestaat. Een feit waarop wij nog eens den nadruk leggen is, dat voor zoover onze gegevens strekken, het wit der bonten recessief is tegenover de uit lakenvelders te voorschijn tredende effenkleurigen; we komen hier in strijd met de bevindingen bij Limburger  $\times$  Fleckvieh, en Yersey  $\times$  Bont Hollandsch. Deze tegenstrijdigheid past intusschen in het kader van de reeds door EVVARD & JONES, later ook door WRIGHT ge signaleerde onstandvastigheid der potentie van het wit.

Er blijft nog een vraag te beantwoorden. Hoe komt het Hollandsche Lakenvelder Vee aan de factor E, waar wij het bonte type als llee moesten aannemen. Is het ook mogelijk dat dit vee-slag wel is waar naar zijn type tot het Hollandsche behoorend, in zijn teekening verwant is aan een effenkleurig buitenlandsch ras. J. H. W. TH REIMERS zoekt volgens zijn mondelinge mededeeling den oorsprong onzer lakenvelders in de z.g. Belted Galloways Deze onderstelling heeft inderdaad veel plausibels. De Galloways zijn een effen zwart ras, waarin een lakenvelder variëteit voorkomt. Aangaande de samenstelling dezer dieren is ons niets

bekend geworden. Een ding blijft dan echter onverklaard, hoe en wanneer de factorenafstooting is ontstaan. Om hierover wat te kunnen zeggen zouden we de verervingswijze der belted Galloways moeten leeren kennen. Het is heel wel mogelijk dat ook deze dieren meestal heterozygoot zijn voor lakenvelfactor en dat in zuivere teelt de meeste kalvers niet lakenvel doch zwart zijn.

De lakenvelfactor wordt overgeërfd onafhankelijk van de kleur, van de vlekfactor en van de blaarkopfactor. In 't voorbijgaan valt op te merken dat vaal epistatisch is ten opzichte van zwart, en dit weer ten opzichte van rood, terwijl blaarkop domineert over zwartkop. Dit blijkt uit de volgende stamboomen:

v. = vaal; z = zwart.

P1. Kees (lakenv.  $\delta$ )  $\times$  vaalbonte koe.  
 $zz.$   $vv.$

F1. Vale lakenvelder  $\varphi$   $\times$  Adriaan Leer.  
 $vz.$   $zz.$

F2. 2 zwarte lakenv. kalveren.  
 theor:  $vz. + zz.$

Bl = blaarkop; bl = zwartkop.

P1 Blaarkop (BlBl)  $\times$  Jaap (lkv.  $\delta$ ) bl  $\times$  Hanna bl.

F1 Lakenv. blaarkop (Blbl)  $\times$  Kees (blbl)  $\times$  Else v. Dam. blbl.

F2 Lakenvelder (blbl)  $\times$  Adriaan Leer (blbl).

F3 zwart kalf (blbl).

#### Resumé:

Uit de paring van lakenvelder koeien komen nu en dan pik-zwarte kalveren voort. Dit feit geeft aanleiding tot de onderstelling dat de lakenvelder koeien vaak heterozygoot zijn voor deze tekening en verder een hypostatische factor voor éénkleurigheid bezitten, die bij het uitvallen der lakenvelderfactor te voorschijn treedt.

De kruising van lakenvelders met bonten doet ons zien dat de vlek factor vermoedelijk de recessieve der eenkleurighedsfactor is. Uit die kruising komen lakenvelders, eenkleurigen en bonten te voorschijn in een verhouding die de aanname van een repulsie

tusschen de beide besproken factoren L en E noodig maakt. Een dergelijke factorenafstooting maakt het mogelijk alle voorhands bekende feiten op eenvoudige wijze te verklaren.

Onzuivere teekening bij lakenvelders is wellicht een gevolg van modificatie en afwezigheid der E factor. Witte voeten gaat samen met te breed laken en berust vermoedelijk op potentie verdeeling in een vroeg tijdstip der embryonale ontwikkeling.

De kenmerken vale kleur, en blaarkop zijn epistatisch t. o. v. zwarte kleur en zwartkop.

### Zusammenfassung der Ergebnisse

Ueber die Vererbung von Farbe und Abzeichen beim Rind ist, wie aus dem Studium der Literatur hervorgeht, nur wenig mit Sicherheit bekannt. Besonders die Fleckzeichnung soll sich bei verschiedenen Rassen ganz verschieden vererben.

In der vorliegenden Arbeit wird dargetan, wie die charakteristischen Abzeichen des „Lakenvelder“ Vieh (Dutch Belted Cattle) bei Fortpflanzung innerhalb der Rasse und bei Kreuzung mit Fleckvieh sich verhalten.

Es hat sich herausgestellt dasz aus Paarung von Lakenvelder-Vieh und Lakenvelder mit Fleckvieh einfarbige Kälber fallen können. Bei Paarung eines Lakenvelder Bullen mit 55 Stück Holländisches Fleckvieh wurden 27 Lakenvelder, 24—25 einfarbig schwarze, und 3—4 gefleckte Kälber erhalten. Zur Erklärung der Ergebnisse werden zwei Paar allelomorphe Factoren angenommen:

L-l für Lakenvelder Zeichnung, epistatisch über:

E-e „Einfarbigkeit,

und eine Abstosung nach der Reduplikations-Serie: 1:7:7:1 zwischen L und E.

Alle Tatsachen lassen sich mit diesen Annahmen ungezwungen erklären.

Die Vermutung wird ausgesprochen, dasz Lakenvelder Vieh meistens diheterozygoot, also Ll Ee ist. Die Tiere mit Zeichnungsfehler, welche aus der Kreuzung mit Fleckvieh sehr viel auftreten, sollen LL<sub>ee</sub> oder Ll<sub>ee</sub> sein.

Eine hohe Korrelation besteht zwischen weisse Füße und ein zu breites „Laken“. Diese Erscheinung ist vom phaenogenetischen Gesichtspunkt bemerkenswert. Die Ergebnisse stützen nicht

die Annahme von WRIGHT(1917), dass Scheckzeichnung von zweierlei Art Faktoren bestimmt wird, eine welche die Quantität, und eine welche die Qualität der Weissfärbung beherrscht. Die Lakenvelder-Zeichnung ist von der gewöhnlichen Fleckzeichnung vollkommen unabhängig.

#### LITERATUUR.

1. KIESEL 1913. Ueber Mendelsche Vererbung beim Rind. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre Bd. 10 1913 pg. 269—275.
2. LANG. A. 1914. Die experimentelle Vererbungslehre in den Zoölogie seit 1900.
3. LAUGHLIN. H. H. 1911. The inheritance of color in Shorthorn Cattle. A study in somatic blends accompanying gametic segregation and intrazygotic inhibition and reaction. Am. Natur. 45. 1911 pg. 705—742, 46, 1912 pg. 1—28.
4. LOYD JONES & EVVARD 1916. Res Bull. No. 30. Agr. Exp. Sta. Iowa State Coll. Agr.
5. WALTHER. A. R. 1913. Die Vererbung unpigmentierter Haare(Schimmelung) und Hautstellen (Abzeichen) beim Rind und Pferd als Beispiele transgressiv fluktuierender Faktoren. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehr. Bd 10 pg. 1—48.
6. WENTWORTH. E. N. 1913. Color in Shorthorn Cattle. Am. Breed. Mag. pg. 202.
7. WILSON. JAMES 1918. Mendelian Characters among Shorthorn Cattle. Sci. Proc. R. Dubl Soc. XI. N. S. No. 28.
8. WILSON. JAMES 1912. A manuel of Mendelism. 1916.
9. WRIGHT. SEWALL 1917. Colour inheritance in Mammals. VI Cattle. Journ. of Heredity VIII. No. 11.

(Ingezonden 20 October 1919.)



# HERIBERT NILSSON'S ONDERZOEKINGEN OVER SOORTSVORMING BIJ SALIX MET OPMERKINGEN MIJNERZIJD'S OMTRENT DE DAARIN EN IN PUBLI- CATIES VAN ANDEREN UITGEOEFENDE KRITIEK AAN MIJN SOORTS-DEFINITIE

door J. P. LOTSY.

De hoogst belangrijke onderzoekingen van HERIBERT NILSSON, in den titel genoemd, zijn in dit Tijdschrift reeds door TIEBES gerefereerd [Dl. I p. 555—557]. Dit referaat zegt echter van het slot van schrijver's verhandeling slechts, dat „daarin de tegenspraak tusschen de gangbare evolutie-theoriën en de resultaten van het moderne erfelijkheidsonderzoek in een ongemeen helder licht wordt gesteld.”

Ik acht dit slot, het 9e Hoofdstuk, van zooveel belang voor de lezers van dit tijdschrift, dat ik het hier, in vertaling, verbatim laat afdrukken.

## HOOFDSTUK IX.

### *Discussie der vragen over soortsvorming en evolutie.*

De gegeven analyse van meerdere soorten van het geslacht *Salix* toont zoo duidelijk, als men maar wenschen kan, dat ook de soortsbastaarden aan splitsing en recombinate onderworpen zijn, eene polymorphe nakomelingschap geven.

De  $F_2$  generaties zijn zeer polymorph, de nakomelingen eener kruising van twee verschillende bastaarden nog polymorpher, de terugkruisingen en de kruisingen van een bastaard met een derde soort minder variabel, *wat alles begrijpelijk wordt als men Mendelsche splitsing aanneemt.*

De onderzoekingen hebben verder geleerd, dat de phaenotypischen habitueel zeer groote en vaak zeer bevreemdende variabiliteit der bastaardnakome-

lingen door een onverwacht eenvoudig factoriaal-systeem verklaard kan worden. De meening, dat de habitus-kenmerken, de morphologisch groote en de systematisch belangrijke kenmerken, der soorten ook van genotypisch standpunt gezien zeer gecompliceerd moeten zijn, is onjuist gebleken. Ook de meening, dat slechts die eigenschappen mendelen, die de uiterlijkheden van het organisme betreffen is onjuist gebleken. Want zeer fundamenteele eigenschappen, welke het physiologische evenwicht, den anatomischen bouw en de vitaliteit van het individu beheerschen, zijn aan splitsingen en recombinatie onderworpen. Ook is, gebleken, dat deze eigenschappen, genotypisch beschouwd, vaak van factoren afhankelijk zijn, die tegelijk een groot morphologisch verschil bepalen.

De factoren der soortskmerken, dus die der groote habitus-verschillen, onderscheiden zich van die der varieteitskenmerken slechts door hun reactie-wijze, doordat zij bijna alle organen en functies van het individu beïnvloeden; dus een zeer diffuse of pleiotrope werking uitoefenen; Dit verschil is echter zeker slechts schijn. Want wel hebben de factoren der varieteitskenmerken ten opzichte van een zeker orgaan een zeer frappant morphologisch effect (Bloemkleur, Beharing), dat zij echter ook andere morphologische eigenschappen beïnvloeden, is reeds meerdere malen gedurende de laatste jaren bewezen. Een nauwkeuriger analyse zou zonder twijfel aantonen, dat de pleiotrope werkingswijze ook van de varieteitsfactoren een zeer algemeene eigenschap is. Het verschil tusschen soort- en varieteitskenmerken is dus slechts een morphologisch, geen genotypisch verschil, het wordt gereduceerd tot een verschil in nomenclatuur (Benennung). Want noch ten opzichte der splitsing en recombinatie noch ten opzichte van de factoriale complicatie verschillen de soortskmerken van de varieteitskenmerken. Want terwijl de morphologische eigenschap der bloemkleur bij *Antirrhinum majus* van meer dan 10 mendelende factoren afhangt, wordt het groote habitueele verschil tusschen *Salix viminalis* en *caprea* ten opzichte van de groeiwijze en blad-vorm slechts door 3 mendelende factoren bepaald, die tusschen *viminalis* en *daphnoides* zelfs slechts door twee.

Hiermede wil ik natuurlijk niet beweren, dat de genoemde *Salix*-soorten slechts ten opzichte van 3 of 2 factoren van elkaar verschillen. Ik wil er slechts de aandacht op vestigen, dat de fundamenteele verschillen, de habitus-verschillen der systematici, slechts dit aantal bedragen. Want inderdaad heb ik kunnen constateeren, dat andere eigenschappen, die wel is waar ten deele ook als systematisch essentieel beschouwd worden, die echter niet habitueel, maar meer gedetailleerd (ausmeisselnd) werken, onafhankelijk van de genoemde factoren splitsen. (Lengte der stempels, beharing der bladeren en stamina, bloeitijd en zekere anatomische en physiologische verschillen).

Indien dus de factoriale samenstelling der soorten zeker eene belangrijk kleinere is, dan men gewoonlijk aanneemt, zoo wordt toch de phaenotypische variabiliteit, die men bij de kruising van twee soorten verkrijgt, eene zeer groote, omdat deze factoren gerecombineerd worden. Hierbij ontstaan *zoowel talrijke intermediaire overgangen tusschen de stamsoorten als sterk afwijkende phaenotypen, die aan geheel andere soorten als de ouders herinneren of zeer eigenaardige Phaenotypen representeren (extravagante Typen). Men krijgt dus zoowel gradatie-series (Evolutie-series) als discontinue afwijkingen (nieuwe soorten). Deze zijn echter noch evolutie-series noch nieuwe soorten. Zij zijn slechts de uitdrukking der nieuwcombinatie van genotypische factoren, die dus nieuwe reactieproducten vormen.*

Uit dit feit volgt, dat eene poging om evolutie-series te construeeren en zich over phylogenetische verwantschap en nieuwvorming te uiten, *alleen op grond van morphologische waarneming* als ten eenenmale onjuist en op dwaalwegen leidend, beschouwd moet worden. Want wat morphologisch een zeer fraaie evolutieserie is, behoeft dit geenszins phylogenetisch te zijn. En wat morphologisch een nieuwe soort is omdat het individu even sterk van andere afwijkt als twee individuen van twee soorten van elkaar, behoeft geen toevoeging van een geheel nieuwe eigenschap (van een nieuwen factor) aan de reeds voorhandene te zijn, maar slechts eene nieuwe combinatie van al aanwezige factoren, die morphologisch 'extravagant' uitvalt. Stemt zoo'n extravagant type met reeds beschreven soorten overeen, dan moet het natuurlijk

morphologisch tot deze gerekend worden. Zoo zouden zeker sommige struiken der kruising *viminalis*  $\times$  *caprea* als bastaarden van *viminalis*  $\times$  *cinerea*, *viminalis*  $\times$  *aurita*, *aurita*  $\times$  *repens* (misschien  $\times$  *nigricans*) en *repens*  $\times$  *viminalis* beschouwd worden. Ook zou men wel zekere bastaarden (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  *caprea* voor *phyllicifolia*-bastaarden gehouden hebben. Een individu der kruising (*repens*  $\times$  *viminalis*)  $\times$  *repens* zou men zeker voor een bastaard van *S. babylonica* of van *S. alba* gehouden hebben, niet tegenstaande deze soorten niet meer met de ouders van den bastaard gekruist kunnen worden (*S. amerinoides*). Een individu der kruising (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  (*purpurea*  $\times$  *viminalis*) week in alle eigenschappen zoo sterk van de ouders af, dat men omtrent zijn oorsprong geheel in den blinde zou hebben getast (*S. pendulifolia*). Meerdere individuen der kruising *viminalis*  $\times$  *daphnoides* waren monoecisch en hadden vergroeide meeldraden zooals *purpurea*-bastaarden. Een individu van deze kruising had monandrische bloemen, wat anders in het geheele geslacht niet voorkomt en trouwens in het geheele plantenrijk zeer zeldzaam is (*S. monandra*).

Deze keuze van slechts de extreemste extravagante typen toont wel, dat de morphologische beoordeeling zeer op dwaalwegen kan leiden en dat men aan deze dus geen waarde voor eene verduidelijking van phylogenetische vragen toekennen mag.

De morphologische wetenschappen, met name de systematiek en de experimenteele morphologie, kunnen dus niet bijdragen tot de oplossing van het probleem der soortvorming. Want het eenige criterium, dat men ter onderscheiding van het ware en onware bij onderzoekingen van dezen aard heeft is de subjectieve taxatie en de eenige zekerheid der juistheid eener opvatting is subjectieve zekerheid. De koene verwerping van de waarde van morphologische onderzoekingen voor de oplossing van phylogenetische vragen door LOTSY, niettegenstaande deze zelf een groot deel van zijn levenswerk aan onderzoekingen van dezen aard gewijd heeft, mag wel als een voorteeken der tijden opgevat worden.

Omdat de linné'sche soorten slechts morphologische doorsneetypen zijn, kunnen zij niet de basis eener discussie over soortvorming en evolutie vormen. LOTSY, die in de laatste jaren in meerdere verhandelingen deze vraag van uit een consequent mendelistisch standpunt met sympathieke frischheid en vrij van vooroordeel

behandeld heeft, meent dan ook, dat de ware biologische eenheden, de homozygoten (de „reine Linien” van JOHANNSEN <sup>1)</sup>) als soorten beschouwd moeten worden. Hij noemt daarom ook deze alleen soorten, terwijl hij de Linné'sche soorten Linneonten noemt. Bovendien heeft hij een tusschen-categorie, de Jordanonten, die met de kleinspecies van JORDAN overeenkomen dus de, morphologisch gezien, niet variabele vormen. [Dit geeft het Jordanon-begrip niet juist weer. L.].

Over het onpraktische om een vast ingeburgerd begrip op een geheel andere zaak als de oorspronkelijk bedoelde over te brengen, heeft zich reeds LEHMANN ten opzichte van de onderhavige vraag geuit. Ik moet in dezen zijne meening geheel deelen. En nog schijnt het alsof, ook van zuiver verervingstheoretisch standpunt, LOTSY's classificatie nauwelijks doelmatig is.

Wel laat zij zich bij zelfbevruchters zeer goed toepassen, omdat deze ook in wildgroeijende groepen zichzelf constant kweeken. De homozygoten zijn sterk in de meerderheid en kruisen slechts zelden met elkaar, zoodat men ook homogene afstammingsrijen, reine lijnen, d.w.z. soorten in LOTSY's zin, verkrijgt. Die Linneonten bestaan dus uit homozygoten en deze zijn te meer in de meerderheid, naarmate de zelfbevruchting strenger is. Hier kan dus LOTSY's indeeling zeer goed passen. Slechts kan men opmerken, dat hier geen plaats voor de klasse der Jordanonten is, omdat ook zeer gecompliceerde heterozygoten zich na niet zeer veel generaties in homozygoten splitsen. Dus: ook de quantitative eigenschappen, die niet met zekerheid morphologisch beoordeeld kunnen worden, en die toch het opstellen van deze categorie van varianten rechtvaardigen moeten <sup>2)</sup>, gaan door de herhaalde zelfbevruchting even goed als de qualitative verschillen in den homozygoten toestand over.

Geheel anders, als wij met vrêmdbevruchters te doen hebben. Volgens de splitsingsregels moet namelijk een eenmaal ontstane heterozygotie bij vrije verderkruising van de groep ook in de

1) Dit is niet geheel juist, de auteur meent wel de „reine Linien” van JOHANNSEN zooals hij deze in zijn tweede definitie, *definieerde*; van geen enkele reine Linie van JOHANNSEN staat nog vast, dat zij werkelijk homozygoot was, omdat geen van deze nog aan bastaard-analyse onderworpen werd.

2) Dit is nooit door mij gezegd. L.

volgende generaties blijven bestaan. Daar de linnésche soorten gewoonlijk meerdere splitsende eigenschappen bezitten, moeten de heterozygoten sterk in de meerderheid zijn. Want als wij 10 verschillen binnen de soort aannemen — en deze veronderstelling is wel voor het meerendeel der linné'sche soorten veel te bescheiden — dan moeten, daar het aantal constante combinaties even groot is als het aantal gametensoorten, dus  $2^{10}$ , er 1024 homozygoten zijn. Maar het aantal der mogelijke combinaties is  $4^{10}$ , dus 1048576. Van deze zijn alle behalve de 1024 constante combinaties, dus 1047552, ten minste in één factor heterozygoot. Er zijn dus  $1000 \times$  zooveel heterozygoten als homozygoten. De laatste zijn dus groote zeldzaamheden. Nog erger is het dat deze homozygoten voor verreweg het grootste gedeelte door heterozygoten bevrucht worden, tengevolge waarvan zij in de volgende generaties splitsen, dus niet langer soorten in den zin van LOTSY zijn.

*De vreemdebevruchters bevatten dus slechts ephemere „soorten” geen constante afstammingsrijen of reine Linien. Daar de vreemdebevruchters het meerendeel der plantensoorten en bijna alle diersoorten omvatten zijn de werkelijke lotsysche soorten slechts een fractie vergeleken met de ephemere. Wat men bij vreemdebevruchters Jordanonten noemen moet is ook niet duidelijk.*

Maar nog grootere moeilijkheden staan het lotsysche soortsbegrip in den weg. Wij kennen *zekere factoren die slechts heterozygoot voorkomen* bv. de factoren, die gele pelskleur van zekere muizenrassen en de roodnervigheid en de *laeta-velutina*-eigenschap bij *Oenothera Lamarckiana* veroorzaken. *Lotsy'sche soorten met deze eigenschappen kunnen dus nooit ontstaan.*<sup>1)</sup>

En van bijzonder belang is het dat ook de *geslachtsfactor tot deze categorie behoort*. Want bij dioecische planten en diersoorten is of het vrouwelijke of het mannelijke geslacht altijd heterozygoot. Het soortsbegrip van LOTSY heeft dus de paradoxale consequentie, dat *wij slechts ten opzichte van het eene geslacht soorten hebben, terwijl overigens geheel gelijke genotypen van het andere geslacht geen soorten zijn.*

Niet alleen uit traditioneele overwegingen en ten gevolge der zooeven behandelde verervingstheoretische feiten houd ik het voor

1). Natuurlijk niet, want dat zijn geen soorten in de beteekenis, die ik aan dat begrip gaf. L.

het meest juiste ook voortaan het begrip soort voor de linné'sche soorten te gebruiken, *maar ook omdat wij voor de werkelijke biologische eenheden reeds algemeen gebruikte, van uit verervings-theoretisch gezichtspunt zeer toepasselijke en niet met de vage begrippen der systematici te verwarren, aanduidingen hebben.* Ik bedoel de uitdrukkingen *Genotype* en *reine lijnen* van JOHANNSEN. Genotype zegt immers duidelijk, dat zekere individuen eene identische factoriale samenstelling hebben, isogeen zijn, zooals JOHANNSEN het uitdrukt. Zij kunnen overigens homo- of heterozygoot zijn. Deze term leidt dus niet tot de fatale consequenties, die ik boven ten opzichte van het lotsysche soortsbegrip heb aangeduid.<sup>1)</sup> Zegt men dus, dat een linné'sche soort uit meerdere genotypen bestaat, dan heeft men ook al te individuen der soort<sup>2)</sup> daarin begrepen, *terwijl LOTSY het geheel kunstmatige (waarom? L.) verschil tusschen „soorten” en „hybriden” maken moet.* Wil men verder doen uitkomen, dat een individu homozygoot is en een isogene, homozygote nakomelingschap geeft, zoo heeft men den juiste uitdruk „reine Linie” van JOHANNSEN daarvoor. Deze term heeft natuurlijk een beperkte toepasselijkheid en de zwakke stee in het lotsysche soortsbegrip is, dat hij dit met de „reine Linien”<sup>3)</sup> en niet met de genotypen „gleich gestellt hat.” Waarom hij dit niet gedaan heeft is echter gemakkelijk te begrijpen. Hij meende, dat de systematische soorten voor het probleem der soortsvorming geen geschikte objecten waren omdat zij heterogeen zijn. Hij moest dus naar de eenheden gaan, die voor de studie der soortsvorming „einwandfrei” waren. Bij de genotypen kon hij niet blijven staan, omdat deze ten deele nog heterozygoot zijn. Wat hij zocht, vond hij in de reine Linien. Deze noemde hij dan ook soorten,<sup>3)</sup> omdat zij de eenige waren, die voor de experimenteele „Klarlegung” van de soortsvorming geschikt waren.

*Maar gelukkiger ware het zeker geweest als LOTSY niet het soortsbegrip veranderd had, maar het begrip der soortsbegrip*

1) Neen, maar tot een nog fatalere nl. tot deze dat een soort — waaronder men toch altijd heeft willen verstaan eene eenheid, eene groep van gelijke individuen — uit genotypisch ongelijke kan bestaan. L.

2) Zie de vorige noot.

3) Heb ik niet gedaan. L.

vorming. Want onder dit begrip vallen drie geheel verschillende processen, n.l.

de vorming der linné'sche soorten (soortsvorming).

de vorming der genotypen dezer soorten (genotypenvorming).

de vorming der genen (genenvorming).

Daar de linné'sche soorten uit genotypen bestaan, is de genotypenvorming tegelijkertijd het constitueerende moment der soortvorming. Dat eene uiterst rijke genotypenvorming door kruising en recombinatie plaatsvindt, daarvoor leveren de laatste 17 jaren van het Mendelonderzoek een zoo overweldigend bewijs, dat dit feit niet verder besproken hoeft te worden. De genotypenvorming door kruising is dus de oorzaak der variabiliteit der linné'sche soorten. *De varieteiten en vormen dezer soorten moeten dus even oud als de soorten zijn; zij zijn niet, zooals DARWIN meende, later ontstaan, uit de soorten ontwikkeld.*

Deze gedachtengang heeft LOTSY in zijne „Theorie der Evolutie door Kruising” ontwikkeld, en ik sluit mij in dit opzicht aan zijne meening zonder beding en levendig aan. Door zijne experimenteele onderzoeking van *Antirrhinum* heeft hij ook kunnen aantoonen [veranschaulichen] hoe eene nieuwe soort, dus een habitueel sterk afwijkend type, door kruising van twee soorten ontstaat. Uit de kruising *Antirrhinum glutinosum*  $\times$  *majus*, die door BAUR uitgevoerd en later door LOTSY verder bestudeerd werd, kregen zij in  $F_2$  zekere individuen, die ten opzichte van de vorm der bloemen meer aan *Rhinanthus* dan aan *Antirrhinum* herinnerden. LOTSY heeft de nakomelingen dezer individuen verder nagegaan. Zij wijken niet alleen ten opzichte der bloemvorm, maar ook ten opzichte van hun bladvorm belangrijk van de oudersoorten af, zij representeeren groote habitusveranderingen. Ten opzichte van deze kenmerken zijn zij constant, ten opzichte van de grootte en de kleur der bloemen waren zij echter variabel [beter: verschillend].

*Aus dieser Kreuzung entsteht also eine Anzahl Individuen, die eine so scharfe habituelle Abweichung von den Eltern zeigen wie die linnéischen Arten unter sich und gleichzeitig mit der Art entstehen auch ihre Varietäten. LOTSY nennt diese Art Antirrhinum rhinanthoides. Durch dieses Experiment hat also LOTSY sehr instruktiv den Prozess der Artbildung veranschaulichen können.*



Even sterk als *Antirrhinum rhinanthoides* van zijn ouders afwijkt, onderscheiden zich de individuen, die ik *S. amerinoides*, *S. pendulifolia* und *S. monandra* genoemd heb, van hun oudersoorten. Wel is waar verkreeg ik van ieder van deze slechts één individu maar dat was slechts een gevolg van het geringe aantal individuen, over welke ik, door den aard van het materiaal, beschikken kon. Had ik een grooter aantal nakomelingen kunnen opkweken, dan is het wel nauwelijks aan twijfel onderhevig dat ik meer individuen dezer habitus-afwijkingen gekregen zou hebben, die ten opzichte van de niet-habituskenmerken de andere recombinatie-variabiliteit der kruisingsnakomelingschap vertoond zouden hebben, zooals *Antirrhinum-rhinanthoides* individuen.

*Doordat dus de splitsende factoren van twee soorten combinaties vormen, die eene belangrijke morphologische afwijking vertoonen, ontstaat de soort der systematici.* De sterke habitusverandering wordt zonder twijfel door de recombinatie van sterk pleiotrope factoren veroorzaakt. Dezelfde factorenconstellatie kan natuurlijk meermalen gerealiseerd worden, misschien uit meerdere soortskruisingen. Alle individuen, die dezelfde afwijking vertoonen, worden echter door de systematici „zusammen aussortiert”. *Dientengevolge moet de systematische soort een phylogenetisch conglomeraat zijn.* Zij is ook een genotypisch conglomeraat, omdat de factoren, die niet in sterkere mate vormend op de habitueele eigenschappen werken zeer veel combinaties representeren kunnen.

Het ontstaan van een systematische soort is dus gelijk aan het ontstaan der genotypen uit welke die soort zich samenstelt. *In het ontstaan der soorten steekt dus geen speciaal probleem. Maar hoe kunnen zich de soorten zoo differentieeren, dat wij niet tusschen soorten, die vaak te zamen voorkomen en die zich gemakkelijk kruisen, bv. *Salix caprea* en *viminalis* meer bastaardcombinaties dan soorten krijgen? Hier moet natuurlijk een selectieproces ingrijpen.* Want ik heb boven aangetoond, dat de kruising der genoemde soorten slechts éénmaal op 64 individuen de zuivere soorten teruggeeft, zoodat de bastaardcombinaties, als de voorwaarden voor de kruising gunstig zijn, spoedig zéér in de meerderheid moeten zijn. *Inderdaad zijn verschillende bevruchtingsphysiologische en biologische feiten bekend, die selectorisch sterk ingrijpen moeten om de soorten te begunstigen.*

Het is reeds sinds KÖLREUTERS geniale proeven over bastaard-bevruchting in het plantenrijk in de 18e eeuw bekend, dat eene soort, die tegelijk met het eigen pollen en met dat van eene andere soort, met welke zij overigens gemakkelijk bastaardeert, bevrucht wordt slechts nakomelingen van het soortstype geeft. GÄRTNER heeft dergelijke proeven genomen en hetzelfde resultaat verkregen. Eene bevruchtungsphysiologische verklaring van dit eigenaardige resultaat schijnen mij proeven te geven, die ik met *Oenothera Lamarckiana* en *gigas* genomen heb, om de groeisnelheid der pollenbuizen te bepalen. Werd *Lamarckiana* met *Lamarckiana*-pollen <sup>1)</sup> bevrucht, dan bereikten de pollenbuizen na 19 uur de ovula, terwijl deze soort met *gigas*-pollen bestoven eerst na 21 uur bevruchting vertoonde. Het is dan ook duidelijk dat eene gelijk tijdige bestuiving met de beide pollensoorten alleen of bijna alleen *Lamarckiana*-planten moest geven.

*Indien dus de pollenbuizen in de stijl van eene andere soort langzamer groeien dan in die van de eigen soort, dan moet bastaardeering verhinderd of althans belangrijk verminderd worden, ook in een groep, waarin beide soorten dooreengroeien en ook dan als diesoorten, bij afwezigheid van eigen pollen, gemakkelijk bastaardeeren.*

Dat de bastaarden, ook als zij werkelijk gevormd worden, toch niet met de soorten concurreeren kunnen, berust ook daarop, dat zij, in grooter of geringer percentage onregelmatig pollen hebben, dat niet tot bevruchting in staat is. Dat dit ook voor wilgen-bastaarden opgaat, heeft WICHURA door vele proeven aangetoond. Mijne proeven hebben verder bewezen, dat een niet onaanmerkelijk aantal der recombinaties een geringere levenskracht bezit als de soorten. Anatomische storingen, het harmonische samengroeien der weefsels betreffend en physiologische ten opzichte der periodiciteit of verminderde winterhardheid of resistentie tegen *Melampsora* drukken de vitaliteit der individuen zóó zeer, dat zij zeker in wilden toestand niet zouden kunnen bestaan.

Al zijn er nu ook vele soorten door natuurselectie zoo sterk gedifferentieerd, dat hun factoren niet meer bij combinatie door kruising volkomen vitaal reageeren, dan zijn er toch ook soorten,

1) Het voorbeeld is niet gelukkig, *Lamarckiana* is geen „soort” en *Lamarckiana*-pollen bestaat niet, deze plant vormt, zooals bekend is, twee soorten van pollen: *velans*- en *gaudens*-pollen. L.

die daar, waar zij gezellig samen groeien zoo sterk met elkaar kruisen, dat de bastaarden inderdaad ten opzichte der soorten de overhand hebben. Voorbeelden van zulke *Salix*-soorten zijn *aurita* en *cinerea* in Schonen, *nigricans* en *phylicifolia* zoowel als *nigricans* en *cinerea* in Noord-Zweden. In dit geval zijn de habitueel distinctere genotypen niet uitgedifferentieerd en hier begint de onoplosbare strijd der systematici.<sup>1)</sup>

Uit deze discussie volgt, dat het probleem der soortsvorming een genotypisch en selectorisch is. De soorten zijn van genotypisch standpunt uit, genotypen-mengsels, welker gemiddeld morphologisch uiterlijk door pleiotrope factoren bepaald wordt. *De pleiotrope werking der factoren verklaart ook waarom de systematici vaak zoo vele karakteristieke kenmerken der soorten opnoemen kunnen.* Zij beschrijven namelijk slechts de diffuse reactie van een en denzelfden factor in de verschillende organen van het individu. Daar deze factoren voorhanden zijn moeten, om aan de soort de voor de systematici essentiele kenmerken te geven, moeten zij ook homozygoot of vrijwel homozygoot zijn.<sup>2)</sup> Daar de overige, onbelangrijke kenmerken of de varieteits-kenmerken der soort niet homozygoot mogen zijn, want dan zou er geen variatie optreden, zoo volgt daaruit, dat alle of het meerendeel der gameten der soort de zoogenaamde soortseigenschappen (de pleiotrope factoren) bevatten, terwijl de varieteitskenmerken (de overige factoren) volgens de mendelsche regel over de gameten verdeeld worden. Dientengevolge moet de frequentie der gameten, die de pleiotrope factoren bevatten grooter zijn dan de frequentie der gameten, die een splitsende factor bevatten. Men zou dus van genotypisch standpunt de soort aldus kunnen definiëren: *Soort is eene combinatie-spheer, welker gemiddeld type door de frequentie der gametensoorten bepaald is, en waarbij de variabiliteit door het aantal splitsende factoren bepaald wordt. Snijden de combinatiesferen van twee soorten elkaar, dan wordt de begrenzing willekeurig.* Terwijl dus het genotypische moment der soortsvorming ons begrijpelijk is, omdat wij dat experimenteel

1) Natuurlijk, want dat zijn, evenals *Rubus*, syngameonten die zich in het eerste evolutie-stadium, dat welk direct op de kruising volgt, bevinden. L.

2) Toch niet, want *O. Lamarckiana*, die zeker heterozygoot is, is voor de systematici even goed een soort als welke homozygote ook. L.

nabootsen kunnen, is het andere moment, het selectorische, de differentieering der soorten ons niet zoo duidelijk. Dat echter de darwinsche gedachte der natuurselectie, die gedurende lange tijdperken gewerkt heeft, eene zeer aannemelijke verklaring dezer verschijnselen geeft, kan niet geloochend worden en zal ook wel in 't algemeen niet worden geloochend. *Slechts moet men de consequentie dezer opvatting accepteeren, dat de tegenwoordige soorten, omdat zij, na ontelbare kruisingsexperimenten der natuur door deze als de vitalste combinatie-sferen (genotypen-mengsels) uitgesorteerd zijn, ook de eenige zijn, die in den strijd om het bestaan, bestaan kunnen.*<sup>1)</sup> Daarom meen ik, dat alle nieuwe soorten, die wij experimenteel kunnen doen te voorschijn treden, hoogstwaarschijnlijk reeds vroeger door den geweldigen experimentator, de natuur, geprobeerd zijn, maar als minderwaardig verworpen. Voor de theorie der Evolutie is echter deze consequentie zeer fataal.

Dat de variabiliteit door eene genotypenvorming door kruising verklaard wordt en dat morphologisch beschouwd nieuwe soorten door kruising ontstaan kunnen, zooals LOTSY meent, stem ik grif toe. Of echter Evolutie op deze wijze mogelijk is, houd ik op grond van het boven ontwikkelde voor „mehr als fraglich.”

Wij moeten dus ook een overzicht over de laatste categorie van het verzamelbegrip der soortvorming namelijk over de genenvorming geven, om te zien of het experimenteele onderzoek ons uit de moeielijkheid helpen kan in welke wij ten opzichte van de evolutie geraakt zijn. *Ontstaan heden ten dage nieuwe genen, die vitalere combinaties (genotypen) vormen dan de nu voorhandene...?* Kunnen dus de biologische eenheden (de factoren) met niet biologische stoffen, die door het organisme geassimileerd worden, reageeren en geheel nieuwe genen vormen? Zoo moet men, zonder twijfel, bij den tegenwoordigen stand der verervingswetenschap de vraag stellen. Want op phantastische verklaringen zooals die van de „Vervollkommungstrieb” of van de „Zielstrebigkeit” kunnen wij niet verder bouwen. Ook het Lamarckisme, dat de soortvorming als eene verandering van het heele organisme door uitwendige, meestal physische factoren verklaart en dat geheel op eene verwarring der reactie-

1) Zeker niet juist zoolang men niet in plaats van „bestaan kunnen” leest: „thans ter plaatse waar zij groeien bestaan kunnen.” L.

wijze van het phaenotype met erfelijke verandering berust, kan, zooals JOHANNSEN, BATESON en BAUR duidelijk aangetoond hebben, geen enkel „einwandfreies” experimenteel resultaat toonen, zoodat deze soortsvormingstheorie tot de geheel speculatieve moet gerekend worden.

De beantwoording der vraag of nieuwe genen ontstaan kunnen, is slechts door onderzoek van homozygote afstammingsrijen, dus van reine lijnen, mogelijk.

Meerdere proeven, die in de laatste jaren onder dezen voorzorgsmaatregel genomen zijn hebben zeer overeenstemmend het resultaat gegeven, *dat een optreden van positieve genen niet geconstateerd kan worden*, terwijl men daarentegen zeer veel gevallen kent, die het verlies van een gen schijnen te demonstreeren. Daar echter deze verliesmutaties misschien ook als splitsingsproducten verklaard kunnen worden, doordat een factoriaal gezien zeer eenvoudig polymeer reduplicatie-complex opgelost wordt, zooals ik (Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 34. 1916 p. 870) heb trachten te demonstreeren, is ook het spontane verlies van genen „fraglich”. *Overigens helpt ons het constateeren van verliesmutaties zeer weinig voor de beantwoording der evolutie-vraag.* Wel wordt het, als men verliesmutatie aanneemt, begrijpelijk hoe verschilpunten ontstaan, hoe dus een voortgezette variabiliteit door splitsing en recombinatie mogelijk wordt. *Maar de consequentie dezer opvatting is noodzakelijkerwijze dat de laagste organismen meer genen dan de hoogste moeten hebben. Want iedere schrede op den weg der ontwikkeling kost een gen.* Men moet dus aannemen, dat eene hoogere morphologische differentieering met een verlies, niet met iets dat er bij komt, in verband staat. *De evolutie wordt dus, slechts morphologisch bekeken, eene ontwikkeling van het lagere naar het hoogere, genotypisch bekeken wordt zij degeneratie.*

Deze opvatting is consequent. Zij is slechts voor onze morphologische opvatting der ontwikkeling der organismenwereld, die eigenlijk slechts op het geheel willekeurige postulaat gebaseerd is, dat alles, wat groot en rijkelijk gedifferentieerd is, ook hoog ontwikkeld is, onaangenaam. Eene dergelijke theorie der evolutie door degeneratie werd reeds in 1911 door HAGEDOORN geschetst. LOTSY nam ook in zijne eerste verhandelingen over soortsvorming door kruising een rijke verliesmutatie voor de differentieering der orga-

nismenwereld aan, wat ook wel voor zijn theorie consequenter was. Later heeft hij echter het bestaan van verliesmutanten betwijfeld [in zijn boek over „Evolution”]. Ook BATESON wijst er ernstig op, dat wij voor de consequentie staan onze opvattingen over evolutie in dezen te moeten revidereeren. Tegen deze opvatting der evolutie door verliesmutatie spreekt echter reeds de problematische aard der verliesmutanten. *Van zeer veel belang is ook, dat de verliesmutanten, wel verre van beter georganiseerde typen dan de individuen der reine lijnen te zijn uit welke zij (heeten te) ontstaan, doorgaans zwakkere, ten deele zelfs niet eens levensvatbare individuen zijn.* In den strijd om het bestaan in de vrije natuur zouden zij allen zeker spoedig uitgeroeid worden. Zij voldoen dus ten opzichte hunner vitaliteit niet aan de eischen welke men aan ze stellen moet. *Een evolutietheorie op grond van verliesmutanten op te bouwen is dus een zeer problematische onderneming.*

Meerdere feiten uit het experimenteele deel van dit werk en de discussie op de laatste bladzijden toonen wel, dat de *Evolutie-theorie met de resultaten van het experimenteele onderzoek, dat door het mendelisme gewekt werd, niet vereenigbaar is. Want de studie der morphologische eigenschappen kan absoluut niet gerechtigd geacht worden om gevolgtrekkingen omtrent phylogenetische verwantschap te maken; de tegenwoordige soorten representeren de vitaalste combinatiesferen van genotypen en een nieuwvorming van genen heeft men niet kunnen constateeren*<sup>1)</sup>. Daar men de inductieve Resultaten van het Mendelonderzoek niet ontkennen kan, *schijnt het mij alsof wij aan dat punt der soortsvorming gekomen zijn, waar wij ernstig overwegen moeten of niet de eenige consequente oplossing der tegenspraak deze is, dat wij de deductieve Evolutie op moeten geven.* Maar dit is nog honderd maal erger dan die reeds paradoxale theorie der Degeneratie-evolutie, de eerste misgeboorte eener soortsvorming op mendelsche basis, hoor ik van meerdere zijden; want men kan natuurlijk niet op eene andere wijze al die

1) Behoeft ook niet, ten eerste zijn de genen zelf nog zeer problematisch, ten tweede is deze meening een gevolg van de vooropgestelde meening, dat er slechts ééne soort van oerplasma geweest is; zoodra men aanneemt dat er meerdere soorten van oerplasmata zijn ontstaan, is nieuw-vorming van genen overbodig. L.

feiten verklaren, die door de theorie van DARWIN een zoo fraaie totaalverklaring verkregen hebben. Toch schijnt mij de zaak zoo te staan. Een nader ingaan op eene poging om een *zuiver biokausale* verklaring der organismenwereld te geven, ligt echter niet binnen de grens van dit inductieve werk. Ik moet mij er daarom voorloopig toe bepalen „als Skeptiker dazustehen”. Ware dat echter slechts mijn voornemen, dan zou ik deze laatste regels niet geschreven hebben.

Uit bovenstaand hoofdstuk uit HERIBERT NILSSON's *Salix*-kruisingen, volgt dat hij en ik het op alle hoofdpunten ééns zijn. Op p. 138 toont hij zich een overtuigd aanhanger der kruisingstheorie:

„Die Varietäten und Formen dieser Arten (mijn Linneonten) müssen deshalb ebenso alt wie die Arten sein, sind nicht wie DARWIN meinte, später entstanden, aus den Arten entwickelt. Diesen Gedankengang hat LOTSY in seiner „Theorie der Evolution durch Kreuzung” entwickelt, und ich schliesse mich in diesem Punkte seiner Anschauung unbedingt und lebhaft an.”

Ook daarin, dat selectie bij de „soorts”-vorming een groote rol speelt zijn wij het volmaakt eens. Op p. 139 zegt hij:

„Aber wie können sich die Arten (mijn Linneonten) herausdifferenzieren, so dass wir nicht zwischen Arten, die oft zusammen vorkommen und die sich leicht kreuzen, wie z. B. *Salix caprea* und *viminalis*, mehr Bastardkombinationen als Arten erhalten? Hier muss natürlich ein selektorischer Prozess eingreifen.”

Terwijl ik op p. 79 van mijn „Evolution by means of Hybridization” gezegd heb:

„So that, if it is correct, that a Linneon is the rest of what arose from a former cross, the fact that Linneons inside of which free intercrossing occurs, obtain generally a more or less uniform aspect, is definite proof for DARWIN's contention that selection, at least intralinneontic one, in nature, is a fact.”

Ook het zoo herhaaldelijk door mij op den voorgrond gestelde punt, dat de Linné'sche soort geen eenheid is en niet als uitgangspunt voor evolutie-theorien kan dienen, wordt door HERIBERT NILSSON ten volle gedeeld. Op p. 139 zegt hij:

„Folglich muss die systematische Art ein phylogenetisches

Konglomerat sein. Sie ist auch ein genotypisches Konglomerat" en op p. 135:

„Die morphologische Wissenschaften, nämlich die Systematik und die experimentelle Morphologie, können deshalb zu der Lösung des Problems der Artbildung nicht beitragen."

Wat de Linné'sche soorten betreft, zijn wij het dus ook volmaakt eens, slechts in definitie's, of misschien nog juister slechts in nomenclatuur, verschillen wij ten opzichte van het soortsbegrip.

De reden daarvan is in de eerste plaats het verlangen van HERIBERT NILSSON om de Linné'sche soorten te behouden, ten deele uit — het zij zonder eenige hatelijkheid gezegd — conservatisme (p. 136: Es ist unzweckmässig einen fest eingebürgerten Begriff auf eine ganz andere Sache als die *ursprünglich gemeinte* 1) zu ueberführen), ten deele wel uit piëteit voor LINNAEUS en last not least om de moeilijkheden en de (m.i. schijnbare) paradoxaliteit, waartoe mijn soortsbegrip, consequent doorgevoerd, leidt zoowel als om de onmogelijkheid om een alleszins passend soortsbegrip te vinden.

Wat het eerste punt betreft, naar mijne vaste overtuiging, staat mijn soortsbegrip — het totaal van alle homozygote individuen van identieke genotypische samenstelling 2) — dichter bij het *ursprünglich gemeinte* dan eenig ander, want LINNAEUS heeft zonder twijfel *getracht* individuen van gelijke constitutie tot ééne soort te brengen (hij hield de soorten immers voor oorspronkelijk geschapen en trachtte deze geschapen *eenheden* te reconstrueeren) en als men hem toen had kunnen bewijzen dat de door hem als soorten samengevatte individuen, „ein phylogenetisches Konglomerat (und) auch ein genotypisches Konglomerat" waren, zou hij zeer zeker de eerste zijn geweest om te trachten beter met zijn doel overeenstemmende groepen te maken.

Juist uit piëteit voor LINNAEUS moet men dus m.i. zijn groepen niet langer soorten noemen, maar ze een anderen naam geven, aan welke, om onze dankbaarheid voor zijn — het zij zonder eenige neiging tot kleineering gezegd — catalogiseerwerk te toonen, ik den naam *Linneonten* heb gegeven.

Het laatste punt: het paradoxale, waartoe mijn soortsbegrip leidt,

1) Door mij gecursiveerd.

2) Dus onafhankelijk van hun „afstamming", dus niet identiek met reine Linie.



waardoor men bij den mensch en bij andere geslachtelijke wezens, bij welke ten opzichte van het geslachtschromosoom het eene geslacht heterozygoot is, dat geslacht een hybride zou moeten noemen, verontrust mij in geen en deele, niemand toch kan tegenspreken, dat dat geslacht hybride *is*, want heterozygoot en hybride zijn immers synoniem; belangrijker is het punt, dat het niet mogelijk is een alleszins passend soortsbegrip te vinden.

Dat was mij intusschen ook reeds gebleken en daarom heb ik voorgesteld het soortsbegrip *in de natuur* geheel te verlaten.

In mijn, klaarblijkelijk aan HERIBERT NILSSON onbekend gebleven, in 1917 in de Archives Néerlandaises gepubliceerde „Quintessence de la Théorie du Croisement” heb ik op p. 351 gezegd:

„Il suffit de comparer deux publications dans le domaine de l'évolution pour se convaincre de la confusion que produit l'emploi des termes: espèce et variabilité, mal définis. Voilà pourquoi il me paraît désirable de faire ressortir que d'après la théorie du croisement ces termes peuvent être évités.

D'après la théorie du croisement, en effet, l'évolution des organismes diploïdes est la conséquence de l'apparition de la reproduction sexuelle.

La base proprement dite de l'évolution est donc la gamète.

La réunion de deux gamètes donne naissance à un individu. Si les deux gamètes sont identiques, cet individu est homozygote et ne forme qu'une seule espèce de gamètes. Si les deux gamètes ne sont pas identiques, il se forme encore un individu; toutefois, celui-ci n'est pas homozygote, mais hétérozygote et forme plus qu'une seule sorte de gamètes.

Dans la nature les individus se rangent en communautés copulatives ou syngaméons. Lorsqu'un syngaméon est limité à des individus homozygotes et identiques, ce syngaméon est en soi inaltérable, puisqu'il ne s'y forme qu'une seule sorte de gamètes. Lorsqu'un syngaméon est formé, au contraire, d'individus génotypiquement différents ou d'individus génotypiquement identiques, mais hétérozygotes, ce syngaméon est hétérogène.

Dans un syngaméon hétérogène, il se forme une quantité de gamètes différentes, qui s'unissent en diverses combinaisons.

Lorsque ces combinaisons manifestent extérieurement leurs différences génotypiques, le syngaméon hétérogène est polymorphe.

Au sein d'un syngaméon hétérogène il peut se former <sup>1)</sup> de nouveaux syngaméons par isolement, soit par l'extinction de certaines combinaisons et par la limitation des possibilités de combinaison de gamètes, qui en est la conséquence, ou bien par migration, ce qui peut conduire, en fin de compte, à la production d'un certain nombre de syngaméons homogènes. C'est là l'évolution intra-syngame; elle est nécessairement limitée aux possibilités de combinaison qui existent dans le syngaméon primitif; c'est sur elle qu'est basée l'adaptation dont tout syngaméon doit être capable, sous peine de destruction.

Les possibilités de combinaison ne peuvent augmenter que d'une seule façon, savoir par croisement de syngaméons, aussi bien de deux homogènes que de deux hétérogènes ou d'un hétérogène avec un homogène, c'est là l'évolution inter-syngame, de loin la plus importante <sup>2)</sup>.

On voit combien l'introduction du terme syngaméon simplifie l'explication de la théorie de l'évolution, en prevenant des confusions et des malentendus.

Hoe langer ik deze term gebruik, des te beter blijkt zij mij te zijn, zoodat ik de hoop koester, dat deze er toe bij moge dragen de kruisingstheorie — van welker juistheid, in groote trekken, ik eveneens meer en meer overtuigd raak —, tot algemeene erkenning te brengen. Uit een boek over evolutie, dat ik thans bewerk, zal — naar ik hoop — blijken hoe veel gemakkelijker verschijnselen in de natuur, op evolutie betrekking hebbende, beschreven worden met gebruikmaking van de term syngameon dan zonder deze.

Was ik dadelijk op deze term gekomen, dan hadden mijn denkbeelden niet zooveel weerstand gevonden, ten minste niet bij de systematici, als thans. Juist daarom acht ik het echter een geluk, dat ik niet dadelijk op deze term gekomen ben, want vóór alles was het m i. noodig aan te toonen, dat de soort der systematici die aanduiding in geen deele verdient. Dat dit oppositie zou ver-

1) Hier zou ik thans, naar aanleiding van de opmerking van HERIBERT NILSSON omtrent het heterozygotisme van één der beide geslachten van één geslachtelijke organismen tusschenvoegen — sauf dans le cas d'hétérogénité limité aux chromosomes dits sexuels —.

2) In een noot stond: Il va sans dire que le terme „croisement de syngaméons" n'est qu' une abréviation de „croisement d'individus appartenant à des syngaméons différents."

wekken was a priori duidelijk, reeds in 1855 heeft DE CANDOLLE gezegd:

Enoncer clairement ses opinions sur la nature de l'espèce est pour un naturaliste l'épreuve la plus redoutable de toutes. Il sait que chaque mot sera pesé, que toute idée nouvelle pourra être taxée d'hérésie" en JORDAN had reeds al de moeilijkheid ondervonden van het ingaan tegen „l'ancienneté et le crédit de certaines opinions presque généralement admises"

Reeds dadelijk na mijn voordracht in de Linnean Society te Londen, bleek dit door opmerkingen van daar aanwezige systematici, die gaarne gezien zouden hebben, dat ik niet gezegd had: de *soorten*, maar de *variëteiten* ontstaan door kruising, want dan bleef het Linné'sche soortsbegrip, althans voorloopig, onaangetast en dit begrip wil men nu eenmaal, het koste wat het wil, behouden, ook al verandert men zelf daarbij — terwijl men mij verwijt dit te doen — datgene wat Linnaeus als soort *wenschte* te beschouwen, want zeker zou hij de eerste zijn om HERIBERT NILSSON's opvatting der soort als een conglomeraat zoowel in phylogenetischen als genotypischen zin te verwerpen.

De meest exacte critiek aan mijn soortsbegrip heeft LEHMANN uitgeoefend en het is mij zeer aangenaam, dat het einde onzer vriendschappelijke discussie een zoo goed als volkomen overeenstemming heeft gebracht, want ik ben het met LEHMANN [Biol. Cbl. XXIV. 1914 p. 294] eens „dass der Kernpunkt der LOTSY'schen und meiner [LEHMANN's] eigenen Anschauungen jetzt auf gemeinsame Basis gebracht worden ist; der Begriff der Einheit der Natur ist weiter präzisiert."

Ook geef ik gaarne het volgende op dezelfde pagina toe:

„Dann aber und das ist ungleich wichtiger, scheint mir der lange Streit um die Art, der bisher immer nur eine mehr oder weniger vage Umgrenzung und Fassung des Artbegriffs erbrachte, jetzt zu einer unserer heutigen Kenntnissen angemessenen festen Grundlage geführt zu haben, wobei es aber wie gesagt, gleichgiltig ist, ob man für isogene Einheit [LEHMANN's term] direct theoretische Art sagen möchte", sinds LEHMANN Biol. Cbl. 1915 p. 560 gezegd heeft:

„Wenn LOTSY aber den Ausdruck Art in seinem Sinne lieber beibehalten möchte, weil, wenn man für das „Isogenhomozygotische" eine neue Bezeichnung einführt, man den Eindruck erweckt, als hätten Linné'sche Arten irgend ein Recht auf die

Bezeichnung „Art“, so möchte *ich* hervorheben, dass es noch einen dritten weg giebt ... man nenne die Linné-schen Arten auch nicht mehr Arten, sondern, wie LOTSY es schon in Kreuzung oder Mutation etc. (Zschr. f. ind. etc. 14 1915 S. 204) getan hat: Linneon.

*Daarmede ben ik het volkomen eens en onder voorwaarde dat men de Linné'sche soort Linneon noemt en voortaan het woord soort nergens meer voor gebruikt, accepteer ik gaarne LEHMANN's term Isogene Eenheid voor „das isogen-homozygotische“, terwijl ik dan voorstel de groepen van individuen in de natuur, die in den regel paringsgemeenschappen vormen en die, in vele gevallen vrijwel met wat men tot nu toe Linné'sche soorten noemde zullen overeenstemmen, syngameonten te noemen.*

Isogene eenheid heeft dan het voordeel boven mijn term soort, dat daaraan niets genetisch kleeft, wat toch altijd aan de term soort blijft hangen, want zeer terecht heeft LEHMANN gewezen op het ambigue van het woord genese, waarover men eene belangrijke beschouwing van SIRKS, onafhankelijk van LEHMANN, in diens artikel „Verwantschap als biologisch vraagstuk“ in dit tijdschrift (II. p. 27—50) kan vinden. De lezing daarvan zij een ieder aanbevolen.

Die invoering van het begrip Linneon schijnt mij noodzakelijk om de systematiek uit den waan te brengen, dat vergelijking in staat is, verwantschap te bepalen. Wil zij zich dan, zooals RAUNKIAER „Ueber den Begriff der Elementarart im Lichte der modernen Erblchkeitsforschung“ (Zschr. f. ind. u. s. w. XIX 1918 p. 235) op het standpunt stellen:

„Es ist also nicht das genealogische Prinzip, die Beurteilung der Nachkommenschaft, sondern das *Gleichheitsprinzip*, worauf die Einheiten der Systematik beruhen — und das e i n z i g u n d a l l e i n“ dan ... zal zij toch het genotype moeten onderzoeken, want „Gleichheit“ kan phaenotypisch niet, „Aehnlichkeit“ wèl vastgesteld worden.

Maar dit is niet wat RAUNKIAER wil, voor hem is de Geno-species, zooals hij die noemt = isogene eenheid van LEHMANN = mijn soort, wel de laatste eenheid der erfelijkheidsleer, maar niet die der systematiek.

Om afstamming behoeft zich z. i. de systematiek eigenlijk niet te bekommeren, ook als geen „Descendenz“ maar een onbekend principe bv. een eik uit een beuk deed ontstaan, „so würde die Systematik deshalb nicht ihr Prinzip verändern, sondern immer und ganz auf dem Prinzip der Gleichheit und Ungleichheit (beter ware

wel: Aehnlichkeit und Unähnlichkeit) beruhen, wie sie vorher getan hat, unbekümmert um Theoriën ueber Descendenz". want, gaat hij voort:

*„Die Descendenzlehre ist für die Systematik nicht absolut notwendig, diese ist aber für die Descendenzlehre notwendig“.*

En verder: niet nur schliessen sowohl praktische wie theoretische Gründe die Möglichkeit aus, durch die Beurteilung der Nachkommen den systematischen Wert des Individuums zu bestimmen, der einzig und allein dadurch bestimmt wird, was das Individuum selbst ist, *sondern es ist zugleich dieser letzte Weg, den die Natur selbst wandert.*

Die äusseren Bedingungskombinationen, ueberhaupt die sortierende — um nicht zu sagen erwählende — Natur, sie mag Erhaltung oder Vertilgung mit sich führen, fragen nicht, welke Nachkommen die Individuen hervorbringen werden, sondern was sie selbst sind, wie sie selbst im stande sind den gegebenen Bedingungen, dem bestimmenden Reagens gegenueber zu reagieren; sie fragt nicht, ob sie isogen sind, ob sie demselben Biotyp angehören, ob sie homozygot oder heterozygot sind, sie fragt nicht nach genealogischen Einheiten sondern nach Konkurrenz-einheiten, und um zu derselben Konkurrenzeinheit gerechnet zu werden, wird nur gefordert, dass die Individuen *auf dieselbe Weise denselben Verhältnissen gegenueber reagieren.*

Die letzte en kleinste Einheit (niet Einer) der Natur en der Systematik is also der Inbegriff aller onder denselben Verhältnissen en op demselben Stadium *isoreagerenden* Individuen, en eine solche Einheit nenne ich einen *Isoreagenten*".

In de eerste plaats zij opgemerkt, dat RAUNKIAER hiermede met zichzelf in tegenspraak komt, want nauwelijks heeft hij gezegd: (es ist) das *Gleichheits-prinzip*, worauf die Einheiten der Systematik beruhen — en das *einzig und allein* of hij voegt aan dat Gleichheitsprinzip het vereischte der individuen op gelijke wijze te reageeren toe. Nu zou hij tegen kunnen werpen, dat hij met Gleichheitsprinzip geen morphologische gelijkheid, maar juist gelijkheid in reageeren bedoelde, maar dat kan zijne bedoeling niet geweest zijn, getuige de zin „so würde die Systematik . . . immer und ganz auf dem Prinzip der Gleichheit und Ungleichheit beruhen, wie sie es vorher getan hat" en deze laatste, door mij onderstreepte, woorden geven dan toch duidelijk aan, dat hier morphologische

gelijkheid bedoeld is, want „vorher” heeft men de systematiek toch zeker niet op isoreageerende eenheden opgebouwd.

Het in het midden latende of men ooit zal kunnen bepalen of twee individuen isoreagenten zijn, zou ik RAUNKIAER toch wel in gemoede willen vragen of hij het niet zeer waarschijnlijk acht, dat twee isoreagenten — homozygoot of heterozygoot — ook dezelfde constitutie zullen hebben, dus isogeen zullen zijn, zoodat het genotype, dat hem voor de systematiek zoo overbodig voorkomt, toch ten slotte datgene zou zijn waar het op aankomt.

Maar, tenslotte spreken wij niet over de systematiek, maar over evolutie en dan geloof ik, nadat ik — zooals klaarblijkelijk ook RAUNKIAER — gevoeld heb, dat wij ons bij al ons onderzoek toch tenslotte tot de natuur zelf moeten wenden, dat wij het allen eens kunnen worden, als wij vasthouden aan wat ik in 1917 zei:

„La base proprement dite de l'évolution est donc la gamète, . . .  
la réunion de deux gamètes donne naissance à un individu, . . .  
dans la nature les individus se rangent en communautés copulatives ou syngaméons”.

Wel is waar kan men theoretisch nog een stap verder gaan en met HERIBERT NILSSON vragen: hoe ontstonden de genen? maar voor die vraag aan de orde is, zou toch eerst vast moeten staan, dat genen werkelijk bestaan, wat allerm minst bewezen is. Wellicht ware het thans reeds mogelijk nog wat dieper in het evolutie-probleem door te dringen, zonder tot het onzichtbare voort te schrijden en de vraag aan te snijden: welke rol spelen binnen de gameet kern (resp. chromosomen) en plasma? But that is a big question, die nog zoo spoedig niet opgelost zal worden.

Voorloopig komt het mij voor, dat wij al een heel eind zouden zijn, als wij de rol der gameten konden bepalen, als wij zoover konden komen, dat bewezen was:

The real cause of all evolution

Is the mating of gametes of different constitution.

Ik althans zou daarmee zeer voldaan zijn en het komt mij voor, dat HERIBERT NILSSON'S *Salix*-onderzoekingen aan deze stelling een zeer belangrijken steun hebben verleend.

Maar . . . hoewel hij toestemt, dat „varieteiten”, ja zelfs *Linne'sche* soorten door kruising kunnen ontstaan, zoo houdt hij het toch voor „mehr als fraglich” dat kruising de oorzaak der evolutie is geweest.

Volgens hem toch wordt het feit — ook door mij waargenomen

— dat bij soortskruisingen zoo veel zwakke vormen ontstaan, het eenvoudigst verklaard door aan te nemen, dat de natuur reeds alle mogelijke kruisingen geprobeerd heeft en die zwakke vormen, die wij bij onze proeven krijgen, dus ook reeds gemaakt heeft, maar dat deze in den strijd om het bestaan ten onder zijn gegaan.

Le sujet serait épuisé: er kunnen niet meer soorten door kruising ontstaan, dan er reeds zijn, alles ist schon von der Natur ausprobiert.

Reeds dadelijk zal men opmerken, dat het dan toch zeer zonderling is, dat wij net op dat tijdperk der „Erschöpfung” der natuur leven. Zeer waarschijnlijk zou een mensch — gesteld dat deze toen reeds geleefd had — die in de koolperiode kruisingsproeven had genomen, tot hetzelfde resultaat zijn gekomen als wij, nl. dat de meeste nova bij zijn kruisingsproeven verkregen, zwakker waren dan de soorten waarvan hij uitging en daaruit dus, wilde hij HERIBERT NILSSON'S redeneering volgen, hebben moeten besluiten, dat na de koolperiode geen soorten meer door kruising konden ontstaan omdat alle verbindings-mogelijkheden door de natuur reeds uitgeput waren en de toen niet levende ook niet levensvatbaar waren.

De fout in HERIBERT NILSSON'S redeneering is echter tweeledig. Uit het feit, dat uit de kruising van twee door ons gekruiste vormen, in het algemeen zwakkere vormen dan de door ons gebruikte uitgangsvormen ontstaan, mag toch niets anders besloten worden dan dat uit *die twee vormen*, geen sterkere door kruising kunnen ontstaan en uit het feit dat die vormen zwakker zijn dan die van welke wij uitgingen, mag niets anders besloten worden dan dat zij *onder de omstandigheden waaronder wij ze cultiveerden* zwakker zijn dan deze.

Wat hij voor eene logische consequentie houdt „*dass die heutigen Arten, weil sie nach unzähligen Kreuzungsexperimenten der Natur als die vitalsten Kombinationssphären (Genotypenmischungen) aussortiert sind, auch die einzigen sind die im Kampfe ums Dasein existieren können — welche Konsequenz für die Theorie der Evolution sehr fatal ist*”, is dan ook geenszins eene logische consequentie, hoogstens zou men mogen besluiten:

*Die heute in einem bestimmten Gebiete ansässige Arten, sind weil sie wohl, nach unzähligen Kreuzungsexperimenten mit den in jenem Gebiete zur Verfügung stehenden oder gestehen habenden Arten, als die vitalsten*

*Kombinationssphären (Genotypenmischungen) aussortiert sind, auch die einzigen, die im Kampfe ums Dasein dort und unter den jetzigen Verhältnissen existieren können.*

Dit is echter heel iets anders en „für die Theorie der Evolution durch Kreuzung ist diese Konsequenz keineswegs fatal”.

Ook ik zoek — zooals ik herhaaldelijk uitsprak, of ik het reeds in een of anderen zin liet drukken, weet ik werkelijk niet meer — de oorzaak van de vele zwakke vormen bij eene soortskruising verkregen, daarin dat de beide door mij gekruiste vormen de overlevende resten — dus de sterksten — zijn van eene vroegere kruising door de natuur uitgevoerd. En dat acht ik wat te verwachten was omdat wij tot nu toe altijd of bijna altijd soorten uit het zelfde gebied afkomstig gekruist hebben.

*Antirrhinum glutinosum* en *majus* groeien dicht bij elkaar in Spanje in het wild, de door HERIBERT NILSSON gekruiste *Salix*-soorten komen ook uit hetzelfde gebied, enz. Dat uit twee soorten uit hetzelfde gebied afkomstig niet iets „beters” kan ontstaan, dan reeds in dat gebied aanwezig is, acht ook ik het gevolg van de „unzählige Kreuzungsexperimente” in dat gebied reeds door de natuur ondernomen.

Hoe groot het gebied is, waarover de natuur reeds haar kruisingsproeven heeft uitgestrekt is moeielijk te zeggen, reeds lang doe ik pogingen om *Antirrhinums* uit het wild uit Californië te krijgen om deze met de europeesche te kruisen om te zien of daarmee „meer en beter” nieuws te krijgen is, maar het feit, dat in den tuinbouw telkens na invoering van een nieuwe „soort” uit een verder afiggend gebied nieuwe en zeker niet minder krachtige „soorten” dan de oude worden verkregen, doet mij verwachten, dat het misschien nog wel mogelijk zal zijn, voor een bepaald geval, het gebied te bepalen, waarin ons de natuur is vóór geweest.

In ieder geval moeten wij wel in het oog houden, dat een plant die wij na kruising verkregen en die dan blijkt — om twee voorbeelden van HERIBERT NILSSON te noemen — minder winterhard en minder resistent tegen *Melampsora* te zijn dan ons uit uitgangsmateriaal, daarmee slechts twee eigenschappen vertoont, die voor haar schadelijk zijn zoolang zij aan koude winters en *Melampsora*-infectie het hoofd moet bieden, zoodat zij dan ook door den strijd om het bestaan, om die zwakke eigenschappen slechts zoo lang verworpen zal worden als zij koude winters en *Melampsora*-



aanvallen moet weerstaan, maar dat zij, als het klimaat warmer wordt of (en) de *Melampsora* verdwijnt, wellicht onder die nieuwe omstandigheden tegenover de oude soorten in het voordeel komt.

*Wat in een of ander gebied ontstaat, hangt af van den aard der verschillende in dat gebied aanwezige en tot vereeniging komende gameten, welke der zoo gevormde diplonten blijven bestaan van de daar op bepaalde tijden heerschende omstandigheden.*

*Komt er verandering in de in een gebied aanwezige gameten-soorten — hetzij door vermindering van deze ten gevolge van wat dan ook, of door vermeerdering van deze ten gevolge van wat dan ook — dan zal er ook verandering komen in de constitutie der in dat gebied gevormde diplonten — het genoemde genotypen-mengsel zal een ander worden, maar evengoed zal er verandering komen in het overlevende genotypen-mengsel, als de omstandigheden veranderen; onder de omstandigheden A zullen andere diplonten den strijd om het bestaan overleven dan onder de omstandigheden B.*

Ieder bijeenkomen van kruisbare, vroeger gescheiden levende, syngameonten in de natuur zal nieuwe vormen doen ontstaan, die den strijd om het bestaan zullen moeten srijden en dat verklaart m. i. waarom de evolutie in bepaalde tijdperken bijna koortsachtig snel verloopt, getuige het optreden van nieuwe groepen b.v. Reptielen en Phanerogamen vrijwel in ééns (cum grano salis, niet cum granulo salis) in een groot aantal zeer verschillende vormen en waarom op andere tijden de evolutie veel rustiger verloopt, ten slotte zelfs uitdooven kan. *Zeër mogelijk acht ik het, dat een te lang onveranderd blijven der omstandigheden, bij uitblijvende toevoer van nieuwe gameten, (van anders geaarde dan reeds voorhanden waren), gepaard aan eene eenigszins abrupte verandering der omstandigheden de oorzaak van het uitsterven van vele groepen kan zijn geweest, omdat het eenmaal stabiel geworden genotypen-mengsel ter plaatse niet in staat was zich door nieuwe kruisingsproducten aan de veranderde omstandigheden aan te passen doordat de daar ter plaatse aanwezige diplonten, door de veranderde omstandigheden te gronde gingen, vóór zij die nieuwe kruisingsproducten konden vormen.*

Toch is het wel mogelijk, dat inderdaad niet veel meer van evolutie op aarde te verwachten is, maar dan is de schuldige: de alles vernielende mensch, die het materiaal voor toekomstige

evolutie decimeert, getuige het aantal verschillende dieren en planten dat hij reeds uitgeroeid heeft.

Een troost blijft hem, die de hoop koestert dat er op aarde nog eens een beter wezen dan de mensch is, zal ontstaan n.l. de e, dat iedere „soort” ten slotte te gronde is gegaan en de omstandigheid dat de menschheid de vernielingswerktuigen, die hij bij voorkeur op de dierenwereld richtte thans tegen zichzelf gebruikt, schijnt er wel op te wijzen, dat zijne beheersching over de natuur nog geenszins volkomen is, in ieder geval nog niet tot zelfbeheersching heeft geleid. Zelfs in de menschelijke vernielzucht, hoezeer ook volmaakt, behoeft men dus nog geen effectief wapen tegen voortschrijdende evolutie te zien.

Dat de mutatie geen oorzaak van evolutie kan zijn, neemt ook HERIBERT NILSSON, om dezelfde reden als ik, aan n.l. omdat althans progressieve mutatie nooit bewezen is en het zelfs de vraag is of verlies-mutanten wel werkelijk voorkomen.

Bestaan blijft dus het feit, waarop ik zoo herhaaldelijk den nadruk heb gevestigd: de eenige *bewezen* wijze van het ontstaan van nieuwe vormen is de kruising en zoo lang dat het geval is, is toch zeker de kruisings-theorie de meest plausible evolutie-theorie.

HERIBERT NILSSON's *Salix*-onderzoekingen geven aan deze theorie m. i. een belangrijken en zeer door mij gewaardeerden steun.

#### Résumé.

Page 162—176 is a word for word translation of HERIBERT NILSSON's important ninth chapter of his „Experimentelle Studien ueber Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*” in Lunds Universitåts Arsskrift N. F. Avd. 2. Bd 14. n<sup>o</sup>. 28 1918; forming the theoretical part of this most important paper which brings experimental proof, that „species” hybrids of *Salix* segregate, WICHURA's contrary opinion notwithstanding.

In the theoretical part of this paper he accepts unconditionally my previously expressed opinion that even *Linnean* species originate by crossing for which there is experimental proof and to which his *Salix*-work adds most important new experimental proof and he rejects the origin of species by mutation because not one case of progressive mutation has been proved, while even mutation by loss of factors is doubtfull.

Yet he does not think that *evolution* by crossing has been proved

nor does he even think this probable because he thinks that, from the fact that the nova obtained by crossing are as a rule weaker than the species crossed, the logical conclusion to be drawn is:

„dass die heutigen Arten, weil sie nach unzähligen Kreuzungsexperimenten der Natur als die vitalsten Kombinationssphären (Genotypenmischungen) aussortirt sind, auch die einzigen sind, die im Kampfe ums Dasein existiren können . . . welche Consequenz für die Theorie der Evolution sehr fatal ist.“

In my opinion this conclusion is not logical and certainly erroneous, the facts mentioned by HERIBERT-NILSSON at most warrant the following conclusion:

„Die heute in einem bestimmten Gebiete ansässige Arten, sind weil sie wohl, noch unzähligen Kreuzungsexperimenten mit den *in jenem Gebiete zur Verfügung stehenden oder gestehen habenden Arten* als die vitalsten Kombinationssphären (Genotypenmischungen) aussortirt sind, auch die einzigen, die im Kampfe ums Dasein *dort und unter den jetzigen Verhältnissen* existiren können.“

But this is something quite different, and . . . by no means fatal to evolution by means of hybridization.

To the contrary HERIBERT-NILSSON work brings most valuable support to the chief contention of the theory of evolution by means of hybridization, which may thus be summarized:

The real cause of what is called evolution

Is the mating of gametes of different constitution.

The rest of my remarks concerns the point of what should be called a species. It seems to me, that it would perhaps be best to discard this term entirely; all evolution-questions can, be perfectly treated off without applying this term, the theory of hybridization certainly, as was pointed out by me in 1917, in the words:

La base proprement dite de l'évolution est donc la gamète . . . la réunion de deux gamètes donne naissance à un individu . . . dans la nature les individus se rangent en communautés copulatives ou syngaméons, etc. as quoted more extensively on p. 178 of this article.

(Ingezonden : 30 Januari 1920.)

## BOEKBESPREKING.

BRACHET, A., 1917. L'Oeuf et les facteurs de l'Ontogénèse.  
(Bibliothèque de Biologie (Encyclopédie scientifique), Paris. Doin  
et fils. 349 pp.)

Een ieder, die met aandacht dit boekje leest, zal erkennen, dat de studie der Cytologie den blik verruimt ver buiten de grenzen van haar oorspronkelijk arbeidsveld.

Toen EDM. WILSON in 1898 zijn meesterlijk handboek over de Cel schreef, is dit werk voor verscheiden jonge biologen een openbaring geweest. Het werd de inleiding tot die vruchtbare periode van onderzoek op morphologisch, experimenteel-cytologisch en ontwikkelingsmechanisch gebied, die ook nog heden in haar bloeitijd is. Doch hoezeer belangrijk de afzonderlijke publicaties op dit terrein mogen zijn, wat de samenvattende lectuur betreft, zijn we in latere jaren niet verwend. Zeer zeldzaam verneemt men zulk een kristalhelder kritisch betoog, zulk een opwekkend geluid als het bovengenoemde werkje van BRACHET ons brengt. Dat is beter voedsel voor den studeerende dan tal van geleerde handboeken met verklarende noten, die bijkans den tekst overheerschen; welke tekst zelf vaak uit bloote samenraapsels van feiten bestaat. De zin van deze bladen kristalliseert in het brein; het houdt den geest gespannen en toch is het — 't moge paradoxaal klinken — dank zij de soepelheid van betoog, zonder twijfel een ontspannende lectuur. Als zoodanig mag BRACHET's boek een ieder worden aanbevolen, die van de kiemcellen en haar onderlinge werking iets meer verlangt te weten dan de gewone handboeken plegen te verschaffen.

BRACHET heeft door zijn bekende proeven over polyspermie bij kikvorschen dieper inzicht gekregen in de wijze, waarop de kernen bij de bevruchting tot vereeniging komen; eigen onderzoek heeft hem tevens tot een voorstelling gebracht van de bijzondere waarde

van de vrouwelijke kiemcel voor de eerste ontwikkeling van het embryo; een voorstelling, die in zijn warme pleitrede tegen de potentiële aequivalentie van mannelijke en vrouwelijke gameet tot uiting komt.

De omwenteling in het eiplasma op het oogenblik der bevruchting, welke tot een volkomen verandering der permeabiliteit van dat protoplasma leidt, is hem door persoonlijk onderzoek bekend. De vergelijkbaarheid van het rijpe onbevruchte ei met een oud geworden cel van het organisme (wat haar vermindering van doorgankelijkheid betreft), de herwonnen jeugd door den prikkel der spermatozoïde, die de verloren permeabiliteit herstelt — dit alles wordt aan voorbeelden getoetst, zeer aannemelijk gemaakt.

Ten slotte wordt in een kort bestek op bevattelijke wijze door BRACHET de polaire bouw van het bevruchte ei uitééngezet, van de mozaïkeieren der Tunicata af tot de totipotente blastomeren van het zeeappelei, die elk afzonderlijk nog het vermogen hebben een geheel normaal individu te leveren. En vooral in deze laatste hoofdstukken is het boek een pleidooi tegen dogmatische opvattingen en vooropgezette meeningen; een waarschuwing de localisaties in de kiem tóch vooral niet te streng op te vatten („de kiem is geen harlekijn-pak”, zooals hij het blz. 295 uitdrukt) en in het oog te houden, dat ook het bevruchte ei een plastischen levenden inhoud heeft, toegankelijk voor wijzigingen ten allen tijde. De termen, *pan-genen*, *genen*, *idoplasma* hebben ons vaak op een dwaalspoor gebracht volgens BRACHET en tenzij men deze termen geheel vrij maakt van scherp gelocaliseerde stoffelijke deelen van de cel, doet men, naar zijn oordeel, beter ze geheel te vermijden.

Met deze uiting neemt trouwens, zooals men weet, BRACHET het standpunt in van verscheidene beoefenaars der experimenteele Genetica.

M. A. v. HERWERDEN.

M. HERLANT, 1918. Variations cycliques de la perméabilité chez l'oeuf activé. (C. R. de Biologie T. 81, p. 151.) L'action des sels de l'eau de mer sur la perméabilité de l'oeuf activé. (C. R. de Biol. T. 81, p. 384.) Action des bases, des acides et

des anesthésiques sur la perméabilité de l'oeuf activé. (C. R. de Biol. T. 81, p. 443.)

Onderzoekingen omtrent de semipermeabiliteit van het protoplasma hebben vaak tot tegenstrijdige uitkomsten geleid. M. HERLANT schrijft dit toe aan de wisselende doorgankelijkheid van de cel, die — moge ze als regel semipermeable eigenschappen hebben — toch tijdperken kan doormaken, dat ze zouten en andere stoffen in verhoogde mate doorlaat. Belangrijke proeven door HERLANT bij Zeeappel-eieren verricht, geven naast de publicaties van den Amerikaan LILLIE op dat gebied, nieuw inzicht in deze voor de levensverrichtingen zoo gewichtige vraag.

Van experimenteel-cytologische zijde is den laatsten tijd de aandacht gevestigd op de verhoogde doorgankelijkheid, die het ei onmiddellijk na het binnendringen der spermatozoïde vertoont, een verandering, die tevens gepaard gaat met wijziging in het electrisch geleidingsvermogen en een verhoogde oxydatie in de cel. Het is begrijpelijk, dat — naarmate de doorgankelijkheid van het ei voor zouten toeneemt — zulk een ei minder vatbaar wordt voor plasmolyse. HERLANT heeft zeeappel-eieren van het oogenblik der bevruchting af tot na de eerste klieving elke 5 minuten in hypertonisch zeewater van bepaalde concentratie gebracht (hypertonisch gemaakt door toevoeging van keukenzout). In de periode, gedurende welke men uiterlijk niets bijzonders aan het ei ziet totdat de klievingskern zich gaat deelen, dat is gedurende een tijdperk van 25—30 minuten, is de permeabiliteit van het ei zóó groot, dat er geen plasmolyse plaats heeft. Dan begint de plasmolyse en wordt steeds sterker tot het oogenblik, dat de klievingskern een diaster gaat vormen. Dan hebben zoodanige wijzigingen in den colloïden toestand van het celplasma plaats, dat de doorgankelijkheid weer groot wordt, en de plasmolyse dus wegblijft. Heeft eenmaal de scheiding der eerste blastomeren plaats gehad, dan is deze tweede verhoging der permeabiliteit weer afgeloopen en wordt de kiem weer vatbaar voor plasmolyse.

Eenmaal bij een bepaalde groep van eieren de normale doorgankelijkheidskromme kennend, was HERLANT in staat door toevoeging van bepaalde zouten (in isotonische oplossing) na te gaan, welken invloed deze op de doorgankelijkheid van het ei hadden.

Aldus bleek, dat  $KCl$  en  $NaCl$  de permeabiliteit verhoogden,  $MgCl_2$  en  $CaCl_2$  daarentegen remmen. De eerste zouten stelden namelijk het tijdstip der plasmolyse uit, de laatste maakten, dat het vervroegd werd. Bevorderend op de permeabiliteit werkten ook alkaliën, remmend werkten zuren, remmend eveneens op zeer duidelijke wijze verschillende bedwelmende stoffen als cyaankalium, chloral, aether, chloroform. Deze laatste waarneming leidt tot een andere voorstelling omtrent de werking der narcotica dan OVERTON's bekende hypothese. Volgens de ervaring van LILLIE en HERLANT is namelijk de genarcotiseerde cel te beschouwen als een cel, die van haar omgeving is afgesloten, wier wisselwerking met de buitenwereld tot een minimum is teruggebracht door de betrekkelijke ondoorgankelijkheid van de buitenste laag protoplasma.

Natuurlijk moet men, zooals HERLANT zelf opmerkt, voorzichtig zijn de waarnemingen bij zeeappel-eieren te generaliseeren. Toch geven deze onderzoekingen reden te verwachten, dat iedere cel van het organisme tijdelijke opheffing harer normale semipermeabiliteit vertoonen kan en daarbij stoffen tot zich neemt, noodzakelijk voor haar levensonderhoud.

M. A. VAN HERWERDEN.

### PRIJSVRAAG.

De „Aerztliche Gesellschaft für Sexualwissenschaft und Eugenik in Berlin” heeft de volgende prijsvraag uitgeschreven:

Hat der Mensch zwei Arten van Spermatozoen? Die Frage ist im Sinne der neuzeitigen Anschauungen ueber Geschlechtsbestimmung zu prüfen.

Termijn van inlevering van antwoorden: 1 October 1920. De prijs voor het beste antwoord bedraagt 1000 Mark. Voor de in waarde daaropvolgende antwoorden kunnen kleinere prijzen, naar het oordeel der scheidsrechters bepaald worden. Nadere inlichtingen geeft, desgewenscht, de secretaris MAX HIRSCH, Berlin W. 30, Motzstrasse 34.

# ERFELIJKHEIDS- EN SELECTIEONDERZOEKINGEN BIJ VICIA-SOORTEN,

## I. DE NAVELKLEUR VAN *VICIA FABA*

door M. J. SIRKS.

Ten behoeve van veredeling van rassen van *Vicia Faba*, welke veredeling in ons land op enkele plaatsen, o. a. in de provincie Groningen in practijk gebracht wordt, zijn in het jaar 1918 aan het Instituut voor veredeling van landbouwgewassen te Wageningen onderzoekingen begonnen ten opzichte van de erfelijkheid der verschillende eigenschappen, waardoor deze rassen zich van elkaar onderscheiden. De Linneaanse soort *Vicia Faba* omvat een groot aantal vormengroepen, die deels als landbouwgewas, deels als tuinbouwgewas gekweekt worden. In den landbouw onderscheidt men meestal vijf groepen: paardeboonen, twijfelaars, wierboonen, schapeboonen en duiveboonen, welke alle voor veevoeder bestemd worden; als tuinbouwcultuur zijn de rassen van *Vicia Faba* bekend als tuinboonen, roomsche boonen, groote boonen en andere namen, en omvat de soort een groot aantal van in verschillende kenmerkende eigenschappen uiteenlopende rassen. *Vicia Faba* behoort dan ook wel tot de zeer veelvormige „soorten”, welke in ons land in cultuur zijn. Terwijl de onderzoekingen uit practische overwegingen op touw gezet zijn, kunnen ze wellicht ook in zuiver wetenschappelijk opzicht resultaten geven: niet alleen uit het oogpunt van een goed systematisch overzicht over het ingewikkelde en weinig-scherpomgrensde geslacht *Vicia*, maar ook ten aanzien van een theoretisch-wetenschappelijk vraagstuk: de localisatie der erfelijke eigenschappen in de chromosomen (hypothese van MORGAN), waarvoor *Vicia Faba* met 6 chromosomen in de haploide kernen (NEMEC 1910, SHARP 1914), wellicht een gunstig object is. Een nauwkeurige factorenanalyse is daarvoor echter in de eerste plaats noodig. Ik stel me



voor, in een reeks bijdragen de erfelijkheid der verschillende eigenschappen te behandelen, zoodra de onderzoekingen daarover ver genoeg gevorderd zijn, om vaste conclusies te wettigen.

Een van de meest opvallende eigenschappen, waardoor de rassen der tuinbouwvormen zich onderscheiden, is de kleur van de navel, ook wel neus of kiem genoemd, welke naam aan de aanhechtingsplaats der zaden gegeven wordt. Onder landbouwrasen komen sporadisch zaden voor, waarvan de navel wit, in plaats van duidelijk zwart gekleurd is; onder de tuinbouwrasen zijn er een aantal, die speciaal door de eigenschap van witte navel gekenmerkt zijn, en die dan ook in hun naam meestal de qualificatie witneus of witkiem meevoeren. Het ras „driemaal wit” bijv., dankt zijn naam aan de drie eigenschappen: witte bloem, witte neus en witblijvend zaad, welke daarin vereenigd zijn. Het handelszaad dezer witkiemrassen is echter slechts zelden volkomen zuiver ten opzichte der witte neuzen; meestal komen daaronder min of meer talrijk zaden voor, die een zwarte navel hebben. De onderscheiding tusschen wit en zwart is aan zulke zaden, waarvan de afstamming vrijwel altijd onbekend is, niet steeds even gemakkelijk door te voeren; het komt voor, dat de zwarte kleur nog slechts flauw waar te nemen is en in een zeer licht grijs is overgegaan. Om nu de erfelijkheid dezer zwarte en witte navelkleur na te gaan, werden door mij een aantal zaadmonsters uitgezaaid, welke van verschillende firma's hier te lande betrokken waren en waarin afwijkende zaden voorkwamen, welke door hun navelkleur bleken niet aan de eischen van de rassen, waarbij ze werden aangetroffen, te voldoen. De planten, uit deze zaden opgekweekt, werden deels onder zelfbestuiving gehouden, deels werden ze niet geïsoleerd en dus aan eventuele kruisbestuiving blootgesteld. Hun nakomelingschappen werden in 1919 ter beoordeeling uitgezaaid als twee groepen: *a.* omvattend 1919, 1—43, de nakomelingschappen van 43 geïsoleerde planten, *b.* de nummers 44—238, de kinderen der niet-geïsoleerde uitgezochte planten.

Het resultaat van deze proefnemingen was in beide groepen zeer verschillend. Groep *a* bevatte een aantal splitsende generaties, waarin dus zwartneuzige en witneuzige planten naast elkaar voorkwamen, en gaf in deze generaties meestal zeer sprekende splitsingsgetallen te zien. Bovendien werden echter enkele gevallen gevonden, waarin

de beoordeeling der zwarte kleur eenigszins twijfelachtig was, en waarin de splitsing ingewikkelder schijnt te zijn, wellicht als gevolg van een nog niet duidelijk aantoonbare verkleuringsfactor. Indien eenigszins grijs werd waargenomen, werden deze planten onder de zwartneusplanten gerangschikt.

De generaties van groep *b*, waarin naast elkaar zwart- en witneusplanten voorkomen, toonden slechts in enkele gevallen splitsingsverhoudingen, die met de uit zelfbestoven planten getrokken conclusies overeenstemden; vele voorbeelden werden ook gevonden van aantoonbare spontane bastaardeering, zooals uit onderstaande documentatie blijken kan.

De documentatie van deze splitsingen kunnen we in het kort zoo samenvatten:

*a.* Groep nakomelingschappen van zelfbestoven planten.

1919.	Rasnaam.	Stamzaad.	Totaal.	Zwart.	Wit.
1.	Groote groene Engelsche Windsor	zwart	5	4	1
2.	" " " "	"	9	5	4
3.	" witte " "	"	2	2	—
4.	" groene " "	"	10	8	2
5.	" " " "	"	3	3	—
6.	" blanke " "	"	9	7	2
7.	" " " "	"	8	8	—
8.	" gele " "	"	11	7	4
9.	Langschee witbloei witblijvend inmaak	"	11	11	—
10.	" " " "	"	18	18	—
11.	Driemaal wit	wit	8	—	8
12.	Witbloeiend witblijvend	"	6	—	6
13.	Echte vroege breede witkiem groene	"	9	—	9
14.	" " " " "	"	7	—	7
15.	Extra Langschee witkiem	"	10	—	10
16.	" " " "	zwart	6	2	4
17.	Echte vroege breede witkiem	"	16	12	4
18.	Zwijndrechtsche vroege breede witkiem	"	12	12	—
19.	Brede witkiem	wit	21	—	21
20.	Witkiem	"	15	—	15
21.	Brede vroege witkiem	"	10	—	10
22.	Vroege breede witkiem	"	23	—	23
23.	Echte breede Haarlemmer	zwart	12	12	—
24.	" " " "	"	12	12	—

1919.	Rasnaam.	Stamzaad.	Totaal.	Zwart.	Wit.
25.	Echte vroege breede klooster	zwart	13	13	—
26.	" " " "	"	10	10	—
27.	Brede Haarlemmer	"	9	6	3
28.	Sevilla rijkdragende	"	18	14	4
29.	Extra lange hangers groene	"	17	11	6
30.	" " " "	"	13	13	—
31.	Extra lange afhangers	"	11	11	—
32.	Langscheede groene	"	9	9	—
33.	" " "	"	14	14	—
34.	Gewone langscheede	"	8	8	—
35.	Extra lange hangers	"	9	9	—
36.	Mazagan vroege kleine inmaak	"	27	27	—
37.	" " " "	"	39	39	—
38.	" " " "	"	7	7	— *)
39.	Lage vroege witte broei	"	23	18	5 **)
40.	Lage witte broei	wit	61	—	61
41.	Fairbards dwarf prolific	zwart	38	29	9
42.	Magazan groene	"	28	28	—
43.	" gele	"	46	35	11

Bij \*) valt op te merken, dat uit de nakomelingschap bleek, dat deze familie niet tot het ras Mazagan behoorde, maar eerder tot de breede Haarlemsche gerekend moest worden, terwijl bij \*\*) het aantal zwartnavelige planten nog verdeeld kon worden in 7 zwarte en 11 grijze.

Groepeeren we nu deze 43 families in 3 groepen: niet-splitsend zwart, zwart-en wit-splitsend, en niet-splitsend wit, dan blijken tot de 1e groep te behooren 20 families en tot de derde groep 10, welke 30 families thans voor ons geen belang hebben. De overige 13 families bestonden dus uit zwartneuzige en witneuzige planten; alle waren afkomstig van zwartneuzig stamzaad en hun totaal aantal bedroeg 217 individuen, waarvan 158 zwartneuzig en 59 witneuzig. Met zekerheid kan hieruit dus afgeleid worden, dat in tuinboonen de eigenschap zwarte kiem over die van witte kiem domineert en dat we hier met een zuiver monohybride splitsing te maken hebben.

b. Groep nakomelingschappen van vrij bestoven planten.

Vergelijken we nu met de samenstelling der generaties na zelf-bestuiving de nakomelingschappen der vrij bestoven planten, dan

kan ons deze vergelijking iets leeren omtrent de op vrij bloeiende planten plaats hebbende kruisbestuiving. De 185 families, afstammend van vrij afgebloeide individuen, werden grootendeels voor andere doeleinden gekweekt; slechts van een 37-tal werden alle individuen op navelkleur onderzocht, en wel een 20 tal families van tuinboonrassen, benevens een 17-tal families van paarde- en wierboonen. De samenstelling ten opzichte van navelkleur bleek alleen onder de tuinboonfamilies van beteekenis; alle landbouwboonen (paarde- en wierboonen) waren in mijn cultures totnutoe zwartneuzig zonder uitzondering. De 20 families van tuinboonrassen splitsten natuurlijk niet alle; hun gedrag ten opzichte van navelkleur was het volgende:

1919.	Rasnaam.	Stamzaad.	Totaal	Zwart.	Wit.
53.	Groote groene Engelsche Windsor	zwart	22	17	5
54.	" " " "	"	14	14	—
58.	" gele " "	"	7	7	—
69.	Langscheede witbloei. witblijv. inmaak	"	7	7	—
70.	Driemaal wit	wit	12	1	11
71.	" "	"	25	3	22
75.	" "	"	11	—	11
78.	" "	"	5	1	4
79.	" "	zwart	34	13	21
81.	" "	wit	30	1	29
85.	Witbloeiend en witblijvend	zwart	19	11	8
90.	Echte vroege breede witkiem	wit	7	1	6
99.	" " " "	zwart	16	13	3
108.	Lange afhangers witkiem	"	28	24	4
109.	" " "	wit	28	2	26
112.	Breede witkiem	zwart	13	8	5
133.	" "	wit	6	—	6
120.	Breede vroege witkiem	"	13	3	10
154.	Langscheede groene	zwart	9	9	—
162.	Venlosche	"	15	15	—

Afgezien van 7 niet-splitsende families, afstammend van wit- of zwartneuzige boonen, waren er dus slechts twee families, die van zwartneusplanten afstamden en een eenigszins redelijke 3:1 splitsing te zien geven. Het waren de nummers 53 (17:5) en 99 (13:3). De overige zwart-witsplitsende families, welke van zwartneusplanten stamden, gaven getallen, die niet zonder meer tot een 3:1 splitsing teruggebracht kon worden. Zoo waren de verhoudingen in de families

79 (13 zw. : 21 w), 85 (11 : 8), 108 (24 : 4) en 112 (8 : 5). Deze afwijkende getalsverhoudingen, vooral die in familie 79 zullen wel toegeschreven moeten worden aan plaatsgevonden kruisbestuivingen met andere zwartneuzige of ook (fam. 79) met witneusnaburen, waardoor het schema 3 : 1 vertroebeld wordt. Ook de families, van witneuzige planten afkomstig, waren in dit opzicht sprekend; behalve 2 zuiver witneuzige families, werden in 7 dergelijke families, die bij zelfbestuiving der moederplanten uit alleen witneuzige individuen hadden moeten bestaan, zwartnavelige planten aangetroffen, waarvan het ontstaan door spontane bastaardeering dus volkomen bewezen is. Deze spontane bastaardeeringen kwamen voor in de volgende families: 70 (1 zw. : 11 w.), 71 (3 zw. : 22 w.), 78 (1 zw. : 4 w.), 81 (1 zw. : 29 w.), 90 (1 zw. : 6 w.), 109 (2 zw. : 26 w.) en 120 (3 zw. : 10 w.). Uit het feit, dat van de 9 vrijbestoven planten met witte navelkleur, waarvan de nakomelingschappen onderzocht werden, er 7 spontane bastaarden onder hun nakomelingen hadden, blijkt wel voldoende, hoe sterk kruisbevruchting tusschen tuinbouwrasen kan plaats hebben, waarmee de opgaven van verschillende onderzoekers omtrent „ziemliches Reinbleiben” bij verbouw naast elkaar van verschillende teeltrassen (KIESSLING 1913, LANG 1908, FRUWIRTH 1915, TRITSCHLER 1913) wel als onjuist kunnen beschouwd worden. Ik geloof dan ook, dat FRÖHLICH gelijk had, toen hij (1909, p. 724) opmerkte: „Kurzum, die Fälle spontan eintretender Bastardierungen scheinen häufiger zu sein.”

De conclusies, welke uit het onderzoek der navelkleur van tuinbouwrasen getrokken worden, zijn dus de volgende:

De uitgesproken zwarte navelkleur domineert vrijwel volkomen over de ongekleurde navel; in enkele gevallen was de heterozygote vorm als intermediair te kenschetsen. De splitsing in de  $F_2$ -generatie verliep na zelfbestuiving der  $F_1$ -planten volgens het schema 3 : 1; na vrije afbloei werd spontane bastaardeering veel waargenomen, niet alleen zich uitend in afwijkende splitsingsverhoudingen maar ook in het optreden van zwartneuzige individuen van witneuzige planten afstammend.

### Zusammenfassung.

Die Nabelfarbe der Ackerbohne wurde auf ihr erbliches Verhalten untersucht; durch Aufzucht der Nachkommenschaften einzelner,

selbstbefruchteten Pflanzen, welche als vermutlich heterozygotisch schwarz in Samenmuster weissnabliker Rassen aufgefunden wurden, war das Spaltungsverhältnis 3:1 konstatierbar; schwarz dominiert über weiss und liess nur in einigen Fällen die Heterozygoten als mehr grau erkennen. Frei abgeblühte Pflanzen zeigten in ihren Nachkommenschaften den Einfluss spontaner Bastardierung; nicht nur spalteten die Nachkommenschaften schwarznabliker Pflanzen vielfach in ganz anderen Zahlenverhältnissen als 3:1, sondern ausserdem traten in manchen Nachkommenschaften weissnabliker Individuen sporadisch schwarznablige Pflanzen auf, welche also nur von spontanen Bastardierungen herrühren können.

#### LITTERATUUR.

- FRÖHLICH, G., 1909. Beiträge zur Züchtung der Erbsen und Feldbohnen. (Fühlings landwirtsch. Zeitung. LVIII. 1909. p. 713—726).
- FRUWIRTH, C., 1915. Die Befruchtungsverhältnisse der Ackerbohne. (Fühlings landwirtsch. Zeitung. LXIV. 1915. p. 473—478).
- LANG, H., 1909. Einiges aus dem Gebiet der Feldbohnenzüchtung. (Fühlings landwirtsch. Zeitung. LVII. 1908. p. 481—496).
- KIESSLING, L., 1914. Bericht der kgl. Bayer. Saatuchtanstalt in Weihenstephan. 1912—1913. (Landw. Jahrb. Bayern. 1914. VI. p. 1—132).
- NEMEC, B., 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. (Berlin, Borntraeger. 1910. 532 pp. 5 pl. 119 fig.).
- SHARP, L. W., 1914. Maturation in Vicia. (Botan. Gazette. LVII. 1914. p. 531).
- TRITSCHLER, 1913. Züchtung und Anbau der Feldbohne (Illustr. landw. Zeitung. XXXIII. 1913. p. 270—271).

(Ingezonden: 30 Maart 1920).

## OENOTHERA-PROEVEN IN 1919

door J. P. LOTSY.

(met 5 foto's)

Ik moet beginnen met aan DR. RENNER te München mijne excuses aan te bieden voor een onvolledig citaat in mijn vorig *Oenothera*-artikel, waardoor ik hem iets anders heb laten zeggen dan hij werkelijk gezegd heeft. Ik kom hierop straks, bij het bespreken der synthetische *Lamarckiana*'s, terug doch wilde het reeds op deze, in het oogvallende plaats, vermelden.

### I. OPVALLEND KRACHTIGE VORMEN.

In de cultures waarover in *Genetica* I Afl. 1 bericht werd, traden de volgende opvallend krachtige vormen op.

PROEFNUMMER 2. *O. biennilaeta* zelfbevrucht. N°. 2 A14 en N°. 2 D6  
dus 2 van de 190 individuen, die deze cultuur telde.

„ 4. *O. murilaeta* zelfbevrucht 9 exemplaren, dus  
9 van de 180 individuen, die deze cultuur telde.

„ 34A. *O. biennis* ♀ × *murilaeta* ♂ 2 exemplaren, dus  
2 van de 91 individuen, die deze cultuur telde.

In dat artikel werden deze vormen als *gigas*-vormen aangeduid, evenwel slechts voorloopig, zooals blijkt uit het gezegde op p. 21 van dat artikel: „bovendien echter 2 zeer breedbladige en forsche planten, die misschien het beste als *biennilaeta-gigas* kunnen worden aangeduid. Indien deze benaming juist is, zal moeten blijken dat zij tetraploid zijn.”

Individueel werd van deze planten het volgende gezegd:

*O. biennilaeta gigas* ex proef 2

„Van den aldus aangeduiden vorm traden 2 planten op: 2A14 en 2D6. Deze verschillen op zoodanige wijze, dat men zou vermoeden dat indien 2A14 werkelijk mocht blijken tetra-

ploid te zijn, 2D6 triploid — dus een zoogenaamde Hero-vorm — zal zijn.”

*O. murilaeta gigas ex proef 4*

„Deze trad ten getale van 9 op; zijn het inderdaad *gigas*-planten, dan zijn zij wel tetraploid, uiterlijk althans zijn geen Hero's voorhanden.”

*O. biennilaeta-gigas ex proef 34A*

„Bovendien werden nog twee *gigas*-achtige *biennilaeta*'s aangetroffen, die wellicht triploid zijn.”

Voor wij de verdere proeven met een deel dezer planten beschrijven, dient nagegaan te worden wat in de literatuur over *gigas*-vormen bekend is.

In zijne Mutationstheorie Bd I p. 159 vermeldt DE VRIES, dat eene *gigas*-vorm in 1895 in zijne *Lamarckiana*-familie (Mutations-theorie I p. 157) in één exemplaar ontstond. Deze *O. Lamarckiana-gigas*, duidt DE VRIES als *O. gigas* aan, zij bleek bij uitzaaiing constant te zijn, want van de 450 door zelfbevruchting verkregen exemplaren week slechts één af, dat dwerggroeï vertoonde en door DE VRIES *O. gigas nanella* werd genoemd.

Wij komen hier al dadelijk voor een principieele nomenclatuur-questie te staan. In een noot op p. 158 zijner Mutations-Theorie Bd I zegt de Vries:

„In Bezug auf die Nomenclatur sei hier vorläufig bemerkt, dass meine Pflanzen gleich bei ihrer Geburt mit einer stattlichen Reihe von synonymen Namen belegt werden müssen. Einige Autoren rechnen die *O. Lamarckiana* als Varietät zu *O. biennis*. Andere trennen die Untergattung *Onagra* als Gattung ab. Es entstehen dadurch z.B. für *O. gigas* die folgenden gleichberechtigten Namen:

*Oenothera gigas*

*Oenothera Lamarckiana gigas*

*Oenothera biennis gigas*

*Oenothera biennis Lamarckiana gigas*

*Onagra gigas*

*Onagra Lamarckiana gigas*

*Onagra biennis gigas*

*Oenothera biennis Lamarckiana gigas* <sup>1)</sup> enz.

1) Mutationstheorie Bd I p. 231.



Dat is van bloot nomenclatuurstandpunt natuurlijk juist, maar van genetisch standpunt bezien, maakt het een geweldig onderscheid of men de opvallend krachtige vorm, die uit *O. Lamarckiana* ontstond als *O. Lamarckiana gigas* of als *O. gigas* aanduidt. In het eerste geval toch wekken wij geen anderen indruk dan dat wij een opvallend grooten vorm van *O. Lamarckiana* hebben aangetroffen zooals b.v. een reus onder de menschen — in het andere geval dien dat een geheel nieuwe soort uit *O. Lamarckiana* is ontstaan.

Gebruikt men de verschillende nomenclaturen dooréén, dan krijgt men inconsequentie's zooals wij er boven reeds een zagen: een afwijkende vorm (in casu een *gigas*-vorm) uit *O. Lamarckiana* ontstaan duidt DE VRIES als *O. gigas*, een afwijkende vorm (in casu een *nanella*-vorm) uit *O. gigas* ontstaan niet als *O. nanella*, maar als *O. gigas nanella* aan.

Behalve deze in 1895 in zijn *Lamarckiana*-familie ontstane *gigas*-vorm heeft DE VRIES<sup>1)</sup> nog slechts tweemaal een *gigas*-vorm zien ontstaan nl. in 1898 „aus den Samen einer Pflanze von *O. sublinearis*, welche selbst unmittelbar aus der *Lamarckiana*-familie hervorgegangen war, und 1899 aus einer Kreuzung von *O. lata* mit *O. hirtella*, einer nicht zu meinen mutirenden Familien gehörigen, in aus dem Handel bezogenen Samenzufällig gefundenen neuen Art.”

„Es gelang mir” zegt hij „die ersten dieser beiden *Gigas*-Pflanzen zur Blüthe zu bringen, aber die Pflanze war einjährig und das Blühen begann erst Anfang October; zu spät, dass die Samen noch reifen könnten. Ich habe die Pflanze darauf sehr genau mit der gleichzeitig blühenden Cultur, welche ich aus *Gigas*-Samen erhalten hatte, verglichen; sie stimmte mit dieser in allen wesentlichen Punkten ueberein.

Die aus *O. lata* mutirte Pflanze starb als Rosete, ohne einen Stengel zu treiben.”

Van deze beide *Gigas*-planten sprekend, zegt STOMPS in een artikel: „Die Entstehung van *Oenothera gigas* DE VRIES” op p. 413: „Diese beiden Exemplare waren aber steril und brachten keinen Samen hervor.” Het laatste volgt uit het eerste, maar het eerste behoeft geenszins uit het laatste te volgen, ook een niet-steriele vorm kan te gronde gaan zonder zaden voort te brengen en zooals uit bovenstaande aanhalingen van DE VRIES blijkt, zegt deze volstrekt niet dat

1) Mutationstheorie Bd I p. 231.

zijn planten steriel waren doch slechts dat zij geen zaden voortbrachten.

Wat nu den aard van DE VRIES' *Gigas* betreft heeft Miss LUTZ ontdekt, dat het aantal chromosomen in de somatische cellen van deze 28 bedraagt, terwijl dat van *Lamarckiana* (GATES, Miss LUTZ, GEERTS) 14 bedraagt. Het haploide getal van *Lamarckiana*, zoowel als van *biennis* (GATES) *grandiflora* (DAVIS) *lata*, *rubrinervis*, *laevifolia*, *nanella* (alle GATES) *oblonga*, *albida* en *nanella* (alle Miss LUTZ) bedraagt dus 7; *Lamarckiana*, uit welke DE VRIES' *Gigas* ontstond is dus diploid, *gigas* tetraploid. *O. gigas* onderscheidt zich dus van de „soort” uit welke zij ontstond door een dubbel aantal chromosomen, wat nog niet zeggen wil dat zij, zooals STOMPS (Ber. D. Bot. Ges. 1912 p.) 407 zegt, een „verdoppelte Chromosomenzahl” bezit, want die uitdrukking „verdoppelt” houdt verband met eene het eerst door GATES (Archiv. für Zellforschung Bd. 3 Heft 4 1919) verdedigde opvatting, dat het dubbele aantal chromosomen van *O. gigas* te danken zou zijn aan eene overlangsche splijting der chromosomen, eene opvatting waaraan zich STRASBURGER (Chromosomenzahl Flora Bd. 100 1910) aansloot, en waaruit STOMPS l. c. 1912 p. 408 besluit:

„Hauptsache für uns ist, dass man allgemein annimmt, dass die Verdoppelung der Chromosomenzahl bei der Entstehung van *O. gigas* durch eine Längsspaltung stattgefunden hat.”

Wat het tijdstip dezer veronderstelde verdubbeling aangaat, zoo hield GATES het voor waarschijnlijk, dat deze in een bevrucht nog ongedeeld ei of althans kort na de bevruchting, bij eene kerndeeling zonder daarop volgende celdeeling had plaats gevonden, eene meening die door STRASBURGER gedeeld werd; daarentegen heeft STOMPS (Kerndeeling en Synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Amsterdam 1910 p. 52—64) de meening verdedigd, dat deze verdubbeling reeds vóór de bevruchting moet plaats hebben gegrepen, en wel in beide gameten die te zamen een *O. gigas* opleveren. STOMPS verdedigt dus eene haploide verdubbeling tegenover de diploide verdubbeling, die door GATES en STRASBURGER wordt aangenomen.

Tegen de door STOMPS vermoedde wijze van ontstaan van *O. gigas* voerde GATES (Arch. f. Zellf. Bd 3. Heft 4. 1909 S. 544) aan „If this were the method of origin one would expect to find mutants occurring with 21 chromosomes” nl. in die gevallen waarin een normale *Lamarckiana* gameet met 7 chromosomen met een „gemuteerde” met 14 chromosomen zich vereenigde. Zulke vormen waren toen

niet bekend en dat sprak zéér voor GATES' opvatting, dat de verdubbeling der chromosomen eerst na de bevruchting heeft plaats gegrepen.

In 1911 vond echter STOMPS in eene *Lamarckiana*-cultuur inderdaad zoo'n *semi-gas* met 21 chromosomen en hoorde van DE VRIES, dat deze meerdere malen dergelijke planten uit *O. Lamarckiana* had zien ontstaan.

Dit sprak nu weer zéér ten gunste van STOMPS opvatting, en deze meende zelfs ze daarmee bewezen te hebben, wat zeer begrijpelijk is.

Evenwel heeft STOMPS hiermede wel bewezen, dat het dubbele chromosomen getal reeds in de gameten van den vorm waaruit *gigas* ontstaat aanwezig was, maar niet dat de oorzaak van dit dubbele aantal eene haploide verdubbeling was.

Er is nog eene derde mogelijkheid nl. deze, dat de gameten met een dubbel aantal chromosomen eigenlijk slechts pseudo-gameten zijn, ontstaan doordat de reductie-deeling achterwege bleef. Komen dan twee zulke pseudo-gameten te zamen, dan ontstaat een tetraploide *gigas*-vorm, komt één zoo'n pseudo-gameet met een werkelijke gameet samen, dan ontstaat een triploide *semi-gigas* of Hero-vorm.

Sinds wij weten dat *O. Lamarckiana* geen *Lamarckiana*-gameten, maar *velans* en *gaudens* gameten vormt, is de logische consequentie van deze laatste opvatting, zooals RENNER<sup>1)</sup> zeer terecht zegt, dat dan tetraploide *gigas* een  $(velans + gaudens) \times (velans + gaudens)$  verbinding moet zijn. Wat de triploide *gigas* vormen betreft, zoo kunnen deze dan of  $(velans + gaudens) \times gaudens$  of  $(velans + gaudens) \times velans$  verbindingen zijn. Op deze basis zijn dus 3 genotypisch verschillende *gigas*-vormen mogelijk nl.

1 tetraploide =  $(velans + gaudens) \times (velans + gaudens)$ .

2 triploiden nl.:  $(velans + gaudens) \times velans$ .

en  $(velans + gaudens) \times gaudens$ .

Nu heeft HERIBERT NILSSON inderdaad 3 verschillende *gigas*-vormen, wier chromosomengetal echter niet bekend is, in zijne culturen aangetroffen die hij van elkaar als *gigantea*, *excelsa* en *stricta* onderscheidt. Echte *gigas*, gelijk aan de door DE VRIES verkregene, vond hij niet, zoodat wij niet 3 maar 4 *gigas*-typen hebben! Wat echter een gevolg kan zijn van de omstandigheid, dat

1) Zschr. f. ind. etc. 18 1917 p. 256.

HERIBERT NILSSON's *Lamarckiana*, zooals trouwens bij een Linneon niet anders te verwachten is (op dit punt komen wij straks uitvoerig terug) genotypisch van DE VRIES' *Lamarckiana* verschilt.

*Stricta* en *excelsa* splitsen *Lamarckiana* af „sind also,” zegt RENNER (l. c. p. 258) „vielleicht triploide *semigigas*-Formen, und solche sind natürlich von ein und derselben Mutterpflanze als (*gaudens* + *velans*)  $\times$  *gaudens* und als (*gaudens* + *velans*)  $\times$  *velans* möglich, wobei ausserdem noch die haploiden Keimzellen mutiert sein, Mittelbildungen zwischen *gaudens* und *velans* darstellen können. Die dritte Riesenform von HERIBERT NILSSON, die *gigantea*, spaltet keine *Lamarckiana* ab und ist vielleicht tetraploid.”

Niet alleen van *Lamarckiana*, maar ook van andere „soorten” zijn *gigas*-vormen bekend.

BARTLETT (fide STOMPS Biol. Cbl. 36 1916 p. 130) kon *gigas*-vormen met 28 chromosomen constateeren bij *O. stenomeris* en bij *O. pratincola*; *gigas*-vormen met 21 chromosomen kon Miss LUTZ (Biol. Cbl. 32 1912) bij *O. lata* aantoonen, terwijl STOMPS nog 'n *semi-gigas* vorm in de 2e generatie van eene kruising van *O. biennis cruciata* en *O. biennis* (Biol. Cbl. 32 1912 p. 533) aantrof en wel bij een uitgemendeld *biennis*-exemplaar, waarom hij deze *biennis-semigigas* noemt.

Verdere *gigas*-vormen zijn mij uit de litteratuur niet bekend, het is echter zeer wel mogelijk, dat ik er enkele over het hoofd heb gezien, de litteratuur is zoo groot geworden, dat iemand, die experimenteert, eenvoudig geen tijd meer heeft om alles na te pluizen. Een systematisch geordende uitvoerige samenvatting der *Oenothera*-litteratuur, bij welker vervaardiging het Sammelreferaat van E. LEHMANN in het Zschr. für Botanik X Heft 9 een uitstekende leidraad zou kunnen geven, is een desideratum.

*Algemeen meende men dus, dat waar gigas-vormen ontstaan althans een der beide gameten, waaruit deze ontstaan dubbel zoo veel chromosomen heeft als de vorm uit welke die gigas-vorm ontstond, terwijl sommigen meenen, dat de gameten met het dubbele chromosomengetal, dit getal niet aan een haploide verdubbeling te danken hebben maar aan een niet plaats gegrepen reductiedeeling. dat zij dus pseudo-gameten zijn.*

In geval deze opvatting juist is, zijn er dus als de *Oenothera*-vorm, waaruit de *gigas*-vorm ontstaat normaliter de gameten A en B vormt, 3 verschillende *gigas*-typen mogelijk nl:

1 met de constitutie  $(A + B) \times (A + B)$

1 „ „ „  $(A + B) \times A$

1 „ „ „  $(A + B) \times B$

Blijft echter de mogelijkheid, dat het dubbele chromosomengetal niet de oorzaak der *gigas*-eigenschappen is, doch slechts een bijkomende omstandigheid.

Voor die opvatting sprak eene waarneming van GEERTS, aan een exemplaat van een fertiel „Ras” van DE VRIES van *O. gigas*  $\times$  *Lamarckiana*. Daarover zegt DE VRIES in een noot in zijn Gruppewijze Artbildung op p. 183:

„J. M. GEERTS berichtet, dass er in den vegetativen Kernen eines Individuums der zweiten Generation dieser fertilen Rasse von *O. gigas*  $\times$  *Lamarckiana* nur 14 Chromosomen gefunden hat. Siehe: Ber. d. d. bot. Ges. 1911. Bd. XXIX. S. 163. Da diese Generation der ersten äusserlich gleich war, hat die Anfangspflanze meiner fertilen Rasse wohl auch nur 14 Chromosomen in ihren Kernen gehabt. Sie lebte aber 1907, kurze Zeit bevor die hohe Chromosomenzahl der *O. gigas* entdeckt wurde und somit sind ihre Kerne nicht untersucht worden.”

Dat er een *gigas*- of *semi-gigas* vorm met slechts het diploide chromosomen-getal zou bestaan is, zooals LEHMANN (Zschr. f. Botanik 10 p. 539) opmerkt, niet waarschijnlijk sinds WINKLER experimenteel *gigas*-vormen van *Solanum*-soorten verkregen heeft, „welche offenbar auf Verdoppelung des Chromosomensatzes zurückzuführen sind.”

De meest waarschijnlijke verklaring is dus, dat de *gigas*-vorm uit de kruising van *O. gigas*  $\times$  *Lamarckiana*, van welke te verwachten was, dat zij 21 chromosomen zou hebben gehad en die er maar 14 bleek te hebben in het geheel geen *gigas*-vorm, maar een *pseudo-gigas* is geweest, niets dan een bijzonder krachtige modificatie, waarvoor ook de omstandigheid pleit, dat zij, in tegenstelling met andere *semi-gigas*-vormen, volkomen fertiel was.

Op dit denkbeeld ben ik gekomen door de ervaring met mijn *biennilaeta gigas* 2D6 opgedaan, van welke ik — naar haar uiterlijk — vermoëdde, dat zij geen tetraploide maar een triploide vorm zou zijn, terwijl tetraploidie vermoed werd van 2A14. Onderstaande photo's geven een denkbeeld van deze plant als jonge en als volwassen, bloeiende, plant.

Omtrent deze planten 2D6 en 2A14 vinden wij in *Genetica* I p. 22 het volgende aangeteekend:

2A14 is gekenmerkt door:

- 1e. de zeer forsche en breedbladige rozet.
- 2e. de witte kleur der bladmiddelnerven.
- 3e. de ongestippelde stengeltoppen.
- 4e. de anthocyaanvrije kelkbladen.



Fig. 1. *O. bienni laeta* „gigas” 2D6.

- 5e. de bloemen, die wat hun grootte betreft, het midden houden tusschen *O. fallax* en *O. Lamarckiana*.
- 6e. de dikke stempellappen en de stijlen, die iets korter zijn dan de helmraden.
- 7e. de afwezigheid van roode strepen op de vruchten.
- 8e. de aanwezigheid van uiterlijk goed pollen.

2D6 is gekenmerkt door:

- 1e. de forsche en breede bladeren der rozet, ongeveer het midden houdend tusschen die van 2A14 en van de gewone *biennilaeta*, terwijl van alle andere kenmerken wordt opgegeven: „alles geheel als bij gewone *biennilaeta*, hoogstens is de stijl iets korter dan bij deze en zijn de bloemen, die 's avonds vlak uitgespreid zijn iets kleiner.

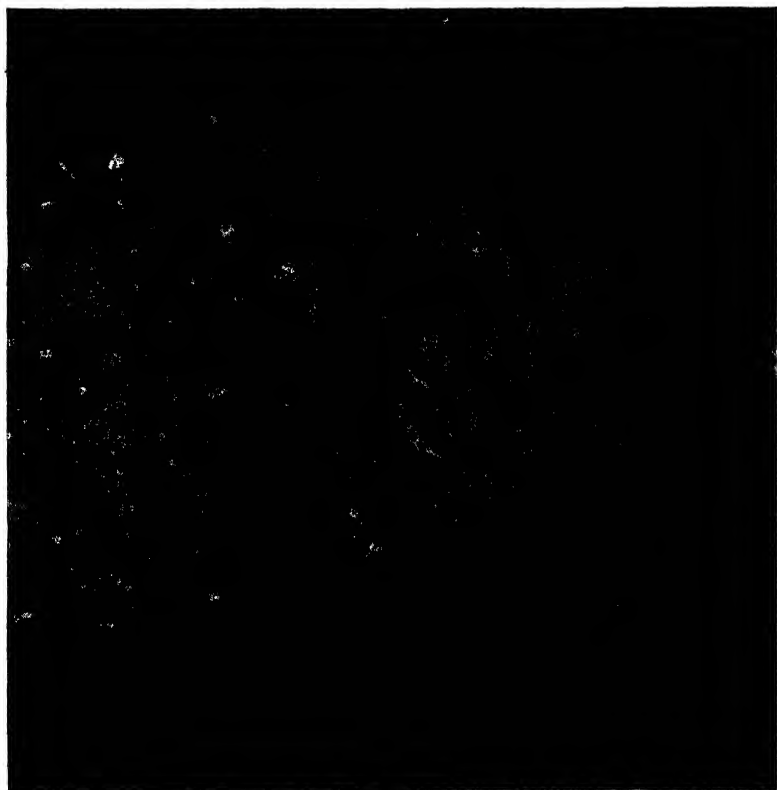


Fig. 2. Dezelfde plant als die van Fig. 1 in bloei.

Fig. 3 en 4, naar natuurgetrouwe teekeningen, geven de verschillen tusschen de rozetten dezer beide vormen aan.

In 1919 uitgezaaid gaf 2D6, zooals uit Fig. 5 blijkt uitsluitend gewone *biennilaeta*'s. Wel was het aantal niet groot (12 stuks) maar het feit, dat geen enkel exemplaar *gigas*-eigenschappen vertoonde, doet toch zeer denken aan de mogelijkheid, dat deze

2D6 slechts een luxurieerende modificatie is geweest en dat de door GEERTS onderzochte *gigas*-vormen met 14 chromosomen ook niets anders dan zulke pseudo-*gigas*-vormen geweest zijn.

Tegen zoodanige opvatting spreekt echter weer de omstandigheid, dat deze *gigas*-vorm, zooals DE VRIES uitdrukkelijk vermeldt (Gruppenweise Artbildung p. 183), constant was.



Fig. 3. Rozet van 2D6 die triploid geacht werd.

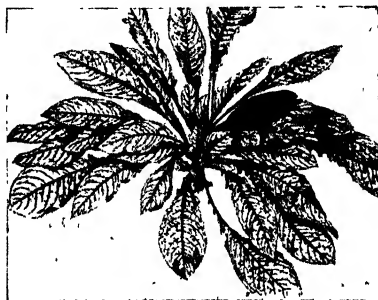


Fig. 4. Rozet van 2A14 die tetraploid geacht werd.

Zij werd verkregen door in 1905 *O. gigas* met *Lamarchiana* te kruisen. Van 1 ccm zaden, dus van een groot aantal, ten deele

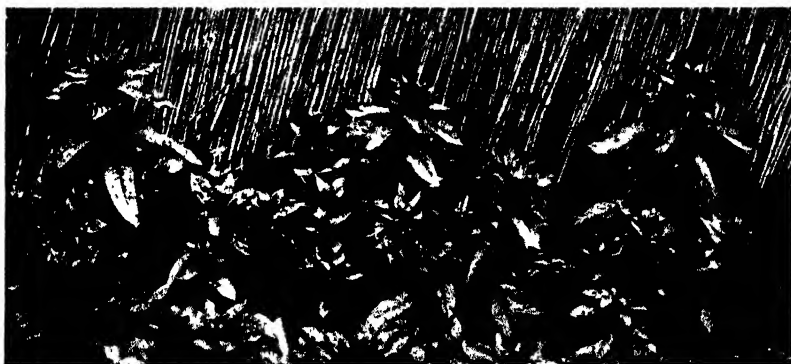


Fig. 5. Deel der cultuur no. 63. 1919, kinderen van 2D6 zelf.

in 1907, ten deele in 1908 uitgezaaid, kwamen slechts 32 resp. 30 Exemplaren op, van welke in ieder jaar 8 gebloeid hebben. „Die am frühesten blühende Pflanze von 1907 wurde mit ihrem eigenen  
Genetica II.



Pollen rein bevruchtet und gab eine reichliche Samenernte (1 ccm) aus der ich, zegt DE VRIES, im nächsten Jahre die zweite Generation zog." De bastaarden der eerste generatie waren alle aan elkaar gelijk „*abgesehen von einzelnen schmalblättrigen Individuen, wie sie ja auch in reinen Culturen von O. gigas auftreten*<sup>1)</sup>". Drukt men dit geheel neutraal uit, dan wil dit zeggen, dat er onder de 16 Exemplaren der 1e generatie „*einzelne*" (hoeveel?) afwijkende exemplaren waren.

De 2e generatie (bij een exemplaar waarvan GEERTS de aanwezigheid van slechts 14 chromosomen constateerde) bestond uit 224 planten van welke 87 gebloeid en vruchten gevormd hebben. „Sie waren alle unter sich gleich und führten genau denselben Typus wie die erste Generation". Uit de omstandigheid, dat GEERTS hier 14 chromosomen constateerde besloot DE VRIES, zooals uit het bovenaangehaalde blijkt, dat ook de „Anfangspflanze" van zijn fertiel „ras" 14 chromosomen bevat. Wel is waar past deze veronderstelling zeer goed in DE VRIES' mutatie-theorie, maar daartegen spreekt toch zeer hét feit, dat de planten der eerste generatie door GEERTS onderzocht *niet* 14, maar 21 chromosomen bezaten.

Hieromtrent zegt GEERTS Ber. D. bot. Ges. 29 1911 p. 163

„*Oenothera gigas*  $\times$  *O. Lamarckiana* ist ein konstanter intermediärer Bastard; die Pflanzen der zweiten Generation sind also denjenigen der ersten Generation ganz ähnlich, führen aber in ihren Kernen 7 Chromosomen weniger<sup>1)</sup>.

Nu hebben wij gezien, dat sommige van HERIBERT NILSSON's reuzen vormen, die vermoedelijk 21 chromosomen hadden, *Lamarckiana* afsplitsen en dat mijn *biennilaeta* 2D6 niets dan gewone *biennilaeta*'s gaf, zoodat in de eerste plaats gevraagd moet worden of de door GEERTS onderzochte F<sub>2</sub> plant wel een *gigas* geweest is; zij zou zeer goed eene pseudo-*gigas* modificatie geweest kunnen zijn, zooals mijn *biennilaeta gigas* 2D6 er een geweest kan zijn. Ik zeg met opzet niet: geweest is, omdat het feit, dat ik alleen *biennilaeta*'s bij het uitzaaien kreeg niet bewijst, dat er geen *gigas*-vormen onder de nakomelingen geweest zijn, evenmin als het feit, dat DE VRIES geen *Lamarckiana*'s door zijn *gigas* zag afsplitsen bewijst dat dit niet is geschied. Uit DE VRIES' zaaiproeven toch blijkt duidelijk dat een groot aantal der uitgezaaide zaden

1) door mij gecursiveerd.

geen planten heeft opgeleverd en hetzelfde was bij mijn 2D6 het geval. Nu is mij dit jaar gebleken hoezeer men door zoo'n omstandigheid bedrogen kan worden. Verleden jaar toch gaf een zaaisel van een aureabonte *Oenothera*-tak (zie later in dit artikel) bijna uitsluitend groene nakomelingen terwijl bij een hernieuwde zaaing dit jaar gebleken is, dat er vermoedelijk zeer veel aureabonten gevormd worden, maar dat deze grootendeels reeds als kiemplantjes te gronde gaan, en dat die te gronde gaande kiemplantjes zeer gemakkelijk over het hoofd worden gezien, omdat zij niet wit, doch slechts wat minder donkergroen zijn dan de plantjes, die tot gewone groene planten opgroeien.

Men ziet: het *gigas*-probleem is nog niet „endgültig” opgelost. Uit het tot nu toe vernomene, is echter de meest waarschijnlijke hypothese deze, dat de *gigas*-eigenschappen inderdaad het gevolg zijn van een dubbel chromosomen-stel, ontstaan door het achterwege blijven van de reductie-deeling bij de plant waaruit de *gigas* vorm ontstaat, zoodat tetraploide *gigas*-vormen het product zijn van twee pseudo-gameten en triploide *gigas*-vormen het product van één pseudo-gameet en één werkelijke gameet.

GEERTS heeft echter in zijn „Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde van *Oenothera gigas*” (Ber. D. Bot. Ges. 29 1911 p. 160—165) op een andere mogelijkheid gewezen, nl. op deze dat een gedeelte van het chromosomenstel voldoende zou zijn om alle voor *gigas* karakteristieke eigenschappen te veroorzaken.

Hij vond nl. dat zoowel bij *O. gigas*, als bij *O. lata*  $\times$  *gigas*, *O. Lamarckiana*  $\times$  *gigas* en *O. gigas*  $\times$  *Lamarckiana*, in de aequatoriaalplaat der reductie-deeling 21 chromosomen aanwezig zijn, maar dat, terwijl in de kernen der *Oenothera Lamarckiana* alle chromosomen paarsgewijze gerangschikt zijn, in deze kernplaten duidelijk 7 paren en 7 afzonderlijke chromosomen aanwezig zijn. In de vegetatieve kernen is de karyokinese normaal, zoodat iedere dochterkern 21 chromosomen ontvangt, bij de reductie-deeling echter worden wel de 7 gepaarde chromosomen regelmatig over de dochterkernen verdeeld, maar gaan van de ongepaarde gewoonlijk 3 naar de eene en 4 naar de andere pool, zoodat de dochterkernen 10 of 11 chromosomen verkrijgen. Bij de tweede deeling werden „7 deutlich gespaltene Chromosomen in die Kernplatte eingereiht und 3 kleinere, welche entweder eine mehr oder weniger tiefe Einschnü-

rung zeigen oder sehr unregelmässig gebildet sind. In jeder Spindel lösen sich also von 7 Chromosomen die Hälften von einander und wandern nach dem Pole, während die anderen Chromosomen in der Spindel verteilt liegen oder in Stückchen zerfallen." Op deze wijze kunnen generatieve cellen met 10 en 11 chromosomen en andere met slechts 7 chromosomen ontstaan.

GEERTS, zich baseerend op zijn vondst van slechts 14 chromosomen bij een plant met *gigas*-habitus in de 2e generatie, besluit hieruit dat „wenn die Chromosomen wirklich die Träger der erblichen Eigenschaften sind, also 7 chromosomen der *O. gigas* für die Vertretung aller erblichen *gigas*-Eigenschaften in diesen Hybriden genüge."

*Het spreekt van zelf, dat deze meening staat of valt met het feit of er werkelijk gigas-vormen met 14 chromosomen bestaan.*<sup>1)</sup>

*De gigas-vorm met 14 chromosomen door GEERTS onderzocht was wellicht een pseudo-gigas, zooals mijn biennilaeta 2D6, die uitsluitend biennilaeta-nakomelingen gafer waarschijnlijk een geweest is.*

Hoewel deze opvatting, bij den tegenwoordigen stand onzer kennis, mij de waarschijnlijkste lijkt, staat het evenwel niet vast dat zij de juiste is.

Het door GEERTS opgeworpen denkbeeld, dat een gedeelte van het chromosomenstel van een bepaalden vorm voldoende is om alle dien vorm characteriseerende eigenschappen te veroorzaken verdient zeer zeker overweging.

---

1) Het feit, dat GEERTS bij *gigas*-vormen gameten met 10 en met 11 chromosomen naast zulke met 7 chromosomen aantrof kan, in verband met het door HERIBERT NILSSON waargenomene afsplitsen van *O. Lamarckiana* door *semi-gigas*-vormen, ook zóó verklaard worden, dat een gameet met 7 chromosomen, parend met een andere gameet met 7 chromosomen *O. Lamarckiana* geeft, met andere woorden, dat er twee soorten van gameten met 7 chromosomen zijn nl. *velans* en *gaudens*-gameten, terwijl uit een gameet met 11 chromosomen, parend met een gameet met 10 chromosomen een *semi-gigas*-vorm ontstaat.

Evenwel kan men ook aannemen, dat de gameten met 10 en 11 chromosomen te gronde gaan, dat deze slechts abnormaliteiten zijn, dat de *Lamarckiana*'s, die afgesplitst worden ontstaan uit de *velans*- en *gaudens*-gameten met 7 chromosomen en dat de *semi-gigas*-vormen ontstaan uit gameten, die geen reductie deeling ondergingen, dus uit (*gaudens* + *velans*) gameten parend met *velans*- of *gaudens*-gameten.

De uiterste consequentie dezer opvatting zou natuurlijk deze zijn, dat één chromosoom in staat zou zijn alle karakteristieke eigenschappen van een *Oenothera*-,soort" te veroorzaken.

Dit denkbeeld is, onafhankelijk van elkaar, bij mijn beide assistenten, GOEDEWAAGEN en KOOIMAN opgekomen en de laatste heeft zijn denkbeelden hieromtrent op schrift gesteld. In dit zelfde nummer zal men zijn uiteenzettingen aantreffen, in het vervolg van dit artikel kom ik op deze terug.

*(Wordt vervolgd.)*

*(Ingezonden: 1 April 1920.)*

# THÉORETISCHE STEUN VOOR DE KRUISINGS- THEORIE

door J. P. Lotsy.

In het jaar 1759 wierp een muildier-merrie een jong, dat mòcht niet; muildieren behooren steriel te zijn en dus . . . sloegen Schotsche boeren dat „monster” dood.

Tallooze malen ontstaan nieuwe vormen door kruising, maar kruising mag geen oorzaak van evolutie zijn en daar er — helaas — onder de mannen der wetenschap ook „Schotsche boeren” zijn, zijn er verschillende pogingen gedaan om de kruisingstheorie dood te slaan, door ze te negeren, belachelijk te maken, ja zelfs tegen het lezen van deze te waarschuwen!

Dit ter verontschuldiging van aanhalingen in dit artikel, die de auteur anders liever aan anderen had overgelaten, maar die hij wel neerschrijven moest om te toonen, dat er ernstige onderzoekers zijn, die de kruisingstheorie niet voor een „monster” houden.

---

In welken omvang men het soortsbegrip ook moge aannemen, vast staat thans wel dat „soorten”, kleinsoorten, zoowel als Linné'sche soorten door kruising kunnen ontstaan.

De onderzoekingen van BAUR en mij over *Antirrhinum*, van LEHMANN over *Veronica*, van OSTENFELD over *Hieracium*, van WEISS en ROSEN over *Geum*, van LIDFORS over *Rubus*, van HERIBERT NILSSON en RENNER over *Oenothera* en van den eersten van de beide laatstgenoemde auteurs over *Salix* hebben dit wel boven iederen redelijken twijfel verheven.

De strijd loopt slechts over de vraag *welk* aandeel de kruising aan het ontstaan der soorten heeft gehad en of daarnaast — en zoo ja, in welke mate — erfelijke variabiliteit of mutatie bij de soortsvorming een rol heeft gespeeld.

Zoo zegt OSTENFELD in een bespreking der kruisingstheorie in het Zschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre Sept. 1918 p. 42:

„even if the reviewer cannot agree with him everywhere, there is no doubt that LOTSY's hypothesis is one of the ways, and probably the most important one, by which we shall overcome the deadwater with regard to the understanding of the origin of species, resulting from the necessary clearing out of the older evolutiontheories, a clearing which we owe to the pioneers of the new science of heredity (BATESON, JOHANNSEN etc.).”

De vraag naar de mate waarin kruising aandeel heeft gehad aan het ontstaan der soorten, is eigenlijk synoniem met de vraag of de variëteiten binnen eene „soort” tegelijk met deze zijn ontstaan of dat zij *uit* die soort zijn ontstaan.

Volgens de kruisingstheorie ontstaan „soorten” en „variëteiten” gelijktijdig en aan deze meening heeft HERIBERT NILSSON zich onlangs ten volle aangesloten. Op p. 138 van zijn experimentelle Studien ueber Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix* zegt hij (Festschrift utgiven av Lunds Universitet etc. 1918):

„Dass eine ueberaus reiche Genotypenbildung durch Kreuzung und Rekombination stattfindet, dafür liefern ja die letztvergangenen 17 Jahre der Mendelforschung einen so ueberwaltigenden Beweis, dass diese Tatsache ja nicht weiter discutiert zu werden braucht. Die Genotypenbildung durch Kreuzung ist also die Ursache der Variabilität der linnéschen Arten.”

„Die Varietäten und Formen dieser Arten müssen deshalb ebenso alt wie die Arten sein, nicht, wie DARWIN meinte, später entstanden, aus den Arten entwickelt. Diesen Gedankengang hat LOTSY in seiner „Theorie der Evolution durch Kreuzung” entwickelt und ich schliesse mich in diesem Punkte seiner Anschauung unbedingt und lebhaft an.”

Het is daarom eene Ironie des Schicksals, dat STOMPS (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 32 1914 p. 181) er den nadruk op legt „dass die Mutabilität der *O. Lamarckiana* älter ist, als diese Art selbst” en dat zijne meening dat dan ten minste vaststaat, dat *O. biennis* muteert, door DE VRIES wordt weerlegd door de mutabiliteit nog verder terug te doen gaan, want deze zegt: (Botanical Gazette March. 1915, p. 196:)

„The phenomenon of mutability, observed in *O. Lamarckiana*, *O. biennis* and allied forms, is therefore to be considered as a simple continuance of the supposed mutability which presided at the origin of the wild species.”

Met een „supposed mutability” kunnen wij echter, waar het het brengen van een *bewijs* voor mutatie betreft, geen rekening houden, en de waargenomen feiten toonen — volgens de auteurs — aan, dat de mutabiliteit der onderzochte *Oenotheren* ouder is dan deze zelf, terwijl zij hadden moeten aantonen dat een of andere reeds voorhanden soort muteerde, dat de mutanten jonger dan de soort waren, dat de soort de moeder der mutanten was.

Waar dus de vraag naar het ontstaan der „soorten” door kruising eene vraag geworden is, niet of soorten door kruising ontstaan, maar *in welke mate* dit proces aan de soortvorming heeft deelgenomen, zullen wij ons op het gebied der „circumstantial evidence” moeten begeven, dat wel geen *bewijs* kan brengen, maar toch bij iedere discussie van de wijze waarop evolutie in het verleden heeft plaats gegrepen, onvermijdelijk is.

Wij willen hierbij in de eerste plaats wijzen op twee belangrijke publicaties van den laatsten tijd.

In de Comptes rendus van het Laboratoire de Carlsberg vol. 13, 1917 p. 133—273, heeft WINGE in een artikel getiteld „The Chromosomes, their numbers and general importance” er op gewezen, dat men binnen een of andere plantengroep vaak soorten met verschillende chromosomengetallen aantreft en dat men deze binnen een geslacht, als *a* het grondgetal is, veelal volgens de reeks *a*, *2a*, *3a*, *4a* etc. kan rangschikken.

Zoo vond bv. TAHARA (The Bot. Mag. V. 1915. p. 1) bij *Chrysanthemum* de volgende chromosomengetallen:

9 bij : *Chrys. carinatum*, *coronarium*, *japonicum*, *lavendulaefolium*,  
*Marchellii*, *nipponicum*.

18 „ — *leucanthemum*

27 „ — *morifolium*

36 „ — *Decaisneanum*

45 „ — *arcticum*

Op dergelijke reeksen was tot nu toe niet gewezen, wel had men gelet op gevallen, waarbij het aantal chromosomen verdubbeld was, zooals bv.:

12 bij *Thalictrum minus*

 24 „ — *purpurascens*

en STRASBURGER had die verdubbeling toegeschreven aan vermeerdering door overlansche splitsing. Ware dat echter de oorzaak der verschillende chromosomengetallen binnen een geslacht dan moest de reeks niet: a, 2a, 3a, 4a etc. zijn, maar a, 2a, 4a, 8a etc. STRASBURGER's verklaring kan dus niet juist zijn, althans niet algemeen opgaan en WINGE stelt dan ook de verklaring op, dat kruising de oorzaak der verschillen in chromosomengetal is, waardoor zoowel de verdubbeling van het chromosomengetal bij twee uit de reeks gekozen planten bv. 2a en 4a als bij de geheele reeks verklaard wordt.

Het volgende schema van WINGE toont voor de 3 eerste termen der *Chrysanthemum*-reeks aan, hoe deze door kruising zou kunnen worden teweegebracht.

	Soort A	soort B	soort C	chromosomengetal
x =	9a	9b	9c	9
De zygote uit de kruising A × B krijgt:	9a + 9b			
Na splitsing dezer chromo- somen, zonder dat deze zich tot paren vereenigd hebben („indirect chromosome bin- ding” van WINGE):	2 × 9a + 2 × 9b.			
En na de reductiedeeling vormt de bastaard A × B de gameten:	9a + 9b (nieuwe soort D)		9c	18
De zygote uit de kruising D × C krijgt nu:	9a + 9b + 9c			
Na de „indirect chromosome binding”:	2 × 9a + 2 × 9b + 2 × 9c			
En na de reductiedeeling vormt de bastaard C × D de gameten:	9a + 9b + 9c (nieuwe soort E)			27

Daar apogame vormen vaak het dubbele chromosomengetal van normaal sexueele hebben, besluit WINGE l. c. p. 265:

„Apogamy, and the occurrence of double or manifold chro-



mosome numbers must be regarded as generally due to hybridisation."

Aangezien nu zulke dubbele of meervoudige chromosomengetallen, zooals WINGE aantoon, in het plantenrijk *zeer algemeen* zijn b.v. bij de *Solanaceae* 12, 18, 24, 36, of in het grondgetal 6 voor deze familie uitgedrukt: 2a, 3a, 4a, . . . 6a, (een met 5a, dus 30 chromosomen is hier nog niet gevonden), bij de *Polygonaceae* 8, 12, 16, 24, 40 of in het grondgetal 4 uitgedrukt: 2a, 3a, 4a, . . . 6a . . . . . 10a enz. zou men, indien het *bewezen ware*, dat deze vermeerdering door kruising tot stand komt, wat tot heden door WINGE slechts waarschijnlijk is gemaakt, daarin zeker een machtige steun voor de kruisingstheorie mogen zien.

Hetzelfde geldt voor het geval, dat bewezen ware, dat de, in het plantenrijk zoo algemeene, met chromosomenverdubbeling gepaard gaande, apogamie door kruising ontstaat. Geheel onafhankelijk van WINGE is ERNST op dit denkbeeld gekomen en brengt tot steun daarvan een zeer groot materiaal in zijn werk, „Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich, eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre" (Jena 1918 655 pp.) bijéén; dat zeer overtuigend klinkt, terwijl hij zeer terecht opmerkt:

„Mit der experimentellen Erzeugung eines sich apogam oder sonstwie apomiktisch fortpflanzenden Bastardes wird der hybride Ursprung der zahlreichen apomiktischen Formen in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreiches, also eines beträchtlichen Anteils der jetzigen Pflanzenwelt ausserordentlich wahrscheinlich. Das eingehende Studium von solchen experimentell erzeugten apomiktischen Bastarden wird sodann gewichtige Anhaltspunkte bieten für eine Klärung der gegenwärtig strittigen und auf directem Wege schwer zu lösenden Frage ueber das Verhältnis von Mutation und Kreuzung."

A priori is het zeer zeker veel waarschijnlijker dat de, van de meerderheid afwijkende, chromosomengetallen binnen een groep het gevolg van kruising dan van iets anders zijn. Dat de reeks a, 2a, 3a, 4a, 5a etc. geen gevolg van eene verdubbeling door splitsing kan zijn heeft WINGE aangetoond, en daar wel niemand zal aannemen, dat heele chromosomen door mutatie ontstaan, zal hij, die de kruising niet als oorzaak van de verschillen in chromo-

somen-aantal wil aannemen, moeten aantoonen hoe deze dan wel tot stand zijn gekomen.

Hoewel er dus geen direct bewijs is voor het ontstaan van multiële chromosomen-getallen en van apogamie door kruising, is er toch een indirect bewijs voor de juistheid dezer opvatting, dat zeer sterk tot een direct bewijs nadert. Daaromtrent merkte ik reeds in *Genetica* I p. 160 op :

„Indien apogame vormen werkelijk bastaarden zijn en indien er apogame vormen bestonden, die naast diploide ook nog haploide, dus normale, eicellen vormden, dan zouden deze normale eicellen, als gameten van een  $F_1$  bastaard, onderling moeten verschillen. Dan zou dus, indien zoo'n — laten wij maar zeggen — half-apogame vorm met een normalen werd gekruist, het resultaat, dat dan voor een  $F_1$  generatie zou worden aangezien, veelvormig moeten zijn.”

„En dit is nu precies wat MENDEL vond toen hij de normale *Hieracium auricula* met de half-apogame *Hieracium aurantiacum* kruiste! Natuurlijk kende MENDEL toen dien half-apogamen aard van *H. aurantiacum* niet (deze is eerst later door OSTENFELD aan het licht gebracht) en hield daarom soortskruisingen voor principieel verschillend van varieteitskruisingen. Daar de kruisingsresultaten van MENDEL door OSTENFELD zijn bevestigd, zoodat ook deze een heterogene „ $F_1$ ” verkreeg, *schijnen mij* MENDEL'S *proeven met Hieracia door ERNST'S hypothese van de bastaard-natuur van apogame-planten zeer wel verklaarbaar en een belangrijke steun voor die hypothese te zijn.*

Analogen steun als deze half-apogame bastaarden bieden de talrijke, door stekken of op andere wijze ongeslachtelijk vermeerderd wordende, cultuurplanten die bij uitzaaiing splitsen en daardoor hun bastaardnatuur verraden, aan de kruisingstheorie.

Voorbeelden daarvan leveren onze vruchtboomen, rozen, enz. enz.

Bij een bezoek, dat ik onlangs (einde 1919) aan BATESON bracht had ik de gelegenheid de talrijke en uiterst verschillende vormen te zien, die bij *zelfbevruchting* uit een gekweekte pruimenvorm waren ontstaan en die duidelijk toonden, dat deze vorm niet een mutant, maar een zeer gecompliceerde hybride was.

Hetzelfde geldt voor onze *Gladioli*, Tulpen enz. enz. zoodat het wel zeker is, dat deze allen door kruising zijn ontstaan,

Er is dan ook wel geen twijfel aan, dat kruising eene — minstens overwegende — rol bij het ontstaan onzer cultuurplanten heeft gespeeld. Om maar eens bij de *Gladioli* te blijven,<sup>1)</sup> tot 1840 waren slechts enkele vormen van tuinbouw-belang, een van deze was *G. colvillei* = *G. cardinalis* × *G. tristis* var. *concolor*. Een andere vorm was *G. ramosus* = *G. oppositiflorus* × verschillende hybriden van *G. cardinalis*. In 1837 had de HERTOG VAN AREMBERG ook *G. psittacinus*, en vele kruisingen tusschen *G. ramosus*, *oppositiflorus*, *cardinalis* en deze *psittacinus* werden nu uitgevoerd.

Een van deze, naar alle waarschijnlijkheid *G. ramosus*, (zelf een bastaard van *oppositiflorus* × *cardinalis*)<sup>2)</sup> gekruist met *G. psittacinus* gaf bij LOUIS VAN HOUTE te Gent de *gandavensis*-groep. In 1872 werd in Frankrijk *G. purpureo-auratus* uit Afrika ingevoerd, die door LEMOINE met *gandavensis* werd gekruist en de *G. lemoinei* of LEMOINE's hybriden leverde. De beste vormen van deze *G. lemoinei* werden nu door LEMOINE zelf weer gekruist met *G. saundersii* en dit gaf aanleiding tot het ontstaan der *G. nanceiunus*-groep, zoo genoemd naar Nancy, waar LEMOINE woont, MAX LEICHTLIN kruiste eveneens *G. gandavensis* met *G. saundersii* en hieruit ontstond de *G. Childsi*-groep, die synoniem is met *G. turicensis*. Uit deze *G. Childsi* is door kruising met *G. cruentus* een amaryllisachtige vorm *princeps* ontstaan, terwijl thans zeer sterk gekruist wordt met *G. primulinus*, eene soort uit het regenwoud dichtbij de Victoria-waterval aan de Zambesi afkomstig; de meeste blauwe *Gladioli* zijn door kruising met *G. papileo* verkregen.

Toch heeft men, zooals ik reeds in mijn „Evolution by means of Hybridisation” heb uiteengezet, de kruising bij evolutie-vragen altijd weggeredeneerd en de evolutie aan veronderstelde variabiliteit toegeschreven.

Het eenvoudige feit, dat al onze cultuurvormen van tijd tot tijd „verloopen” of „terugslaan” en dat wij eigenlijk nooit individuen kunnen vinden, noch in de cultuur, noch in de natuur, die in alle

1) Ontleend aan Garden Gladioli door ALFRED C. HOTTES. Journal of Heredity Nov. 1915.

2) Volgens FOCKE echter is *G. gandavensis* direct uit de kruising *oppositiflorus* × *psittacinus*, reeds bij den HERTOG VAN AREMBERG te Brussel ontstaan en slechts door VAN HOUTTE verkocht en verbeterd. Dit moet experimenteel door HERBERT bewezen zijn.

opzichten homozygoot zijn, spreekt voor een ieder, die zonder vooropgestelde meening, de zaken bekijkt voor de overwegende rol, die de kruising bij het ontstaan der „soorten” moet gespeeld hebben en toch . . . heeft feitelijk niemand naar KERNER geluisterd, die deze meening reeds in 1871 <sup>1)</sup> verkondigde, behalve FOCKE en die toch nog slechts, zooals wij weldra zullen zien, indirect.

Wel kon men niet loochenen, dat allerlei vormen uit bastaardeering ontstonden, maar bastaardeering mocht nu eenmaal de oorzaak niet zijn; dat „monster” werd, naar het voorbeeld der Schotsche boeren doodgeslagen, de variabiliteit *moest* de oorzaak der soortsvorming zijn en dus: na bastaardeering trad slechts de variabiliteit in versterkte mate op.

Zoo zegt dan ook FOCKE (Pflanzenmischlinge p. 509.)

„Wenn man in Erwägung zieht, dass die „Variation”, welcher man mit Rechte eine so grosse Rolle in der Arten-bildung zuschreibt, nirgends so wirksam ist, wie unter der Nachkommenschaft von Mischlingen, wenn man ferner bedenkt, dass die Arten nach allen Anzeichen gesellig entstehen und in den geologischen Ablagerungen „sprungweise” entstehen, so wird man sich ueberzeugen, dass die Anschauung, nach welcher ein grosser Teil der neuen Arten, zwar nicht plötzlich, aber doch mittelbar aus Rassenkreuzungen hervorgeht, dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse am besten entspricht.”

De meening, dat variabiliteit de oorzaak der soortsvorming is, houdt klaarblijkelijk nauw verband met de meening dat, alle planten althans, van één oerplasma afstammen, ja meestal gelooft men dat alle organismen, planten zoowel als dieren, hun oorsprong aan één, verwonderlijk variabel, oerplasma te danken hebben.

Vandaar dan ook de, mij herhaaldelijk gedane, vraag: waar van daan kwamen dan de eerste onderling verschillende vormen, welke bestaan gij toch aannemen moet om het ontstaan der soorten door kruising te verklaren?

Natuurlijk kan die vraag niet exact beantwoord worden, maar mij persoonlijk komt het veel logischer voor, dat er verschillend geaarde oerplasmata zijn ontstaan, dan dat er slechts één ontstaan is

---

1) KERNER VON MARILAUN, A. Können aus Bastarden Arten werden? (Oesterr bot. Zschr. 21 n°. 2. 1876 p. 6.)

en dat door kruising dezer verschillend geaarde oerplasmata reeds zeer lang geleden een aantal stammen is ontstaan, binnen welke de kruising zich later beperkt heeft. Vandaar dat thans geen nieuwe stammen meer ontstaan; wij bevinden ons dus in zekeren zin in de periode der orthogenese der hoofdstammen d. w. z. er differentieëren zich wel steeds, door kruising van verschillende vormen der hoofdstammen, nieuwe soorten en geslachten binnen de stam, maar het stamtype blijft behouden, juist omdat de stammen zich niet meer met elkaar kruisen.

In overeenstemming met deze opvatting is het feit dat de phyla die wij kennen zeer oud zijn, dat deze eigenlijk vrijwel parallel aan elkaar loopen tot aan de oudste tijden en dat de vereeniging naar onderen toe van al deze takken tot een hoofdstam — tot de beroemde of beruchte stamboomen — altijd uitermate hypothetisch was. In ieder geval ligt de oorsprong der verschillende phyla in het verre verleden. Natuurlijk leidde mijne opvatting der vele oerplasmata en der daarop volgende kruising tot een algemeen polyphyletischen oorsprong, die in flagranten strijd was met de meest gangbare monophyletische, die b.v. aan alle zoogdieren een gemeenschappelijken oorsprong toekent en dus zoowel de walvissen als de vleermuizen van de eerste in fossielen toestand aangetroffen zoogdieren, die slechts de grootte van een spitsmuis hadden, afleidt.

Het was mij daarom een groote voldoening uit STEINMANN'S zeer interessant artikel „Zur Abstammung der Säuger” (Zschr. f. ind. Abst. u. Vererb. lehre 1909 p. 65 ff) te zien, dat deze zeer sterk eene uiterst polyphyletische afstamming der zoogdieren verdedigt en b.v. de tegenwoordige gordeldieren van Reptielen met gordels, zooals *Polacanthus Foxi*, Hulke, de walvissen van in zee zwemmende Sauriers, zooals *Ichthyosaurus*; de vleermuizen van vliegende reptielen, uit de groep der *Pterodactyli* enz, afleidt.

Inderdaad is het heel wat gemakkelijker in te zien hoe uit, toch al ten deele levend barend, *Ichthyosauri*, die in de zee leefden, warmbloedige en zoogende walvissen kunnen zijn ontstaan, dan hoe deze uit een spitsmuissachtig, op het land levend, buideldiertje ontstaan konden.

Eigenlijk spreekt het van zelf, dat het verdedigen van den monophyletischen oorsprong van een zoo heterogene groep als de

zoogdieren onzin is; niemand zal ontkennen, dat een walvisch veel meer overeenkomst met een *Ichthyosaurus* dan met een spitsmuis of met een aap heeft en dat het eenige wat de zoogdieren te samen houdt het feit is, dat alle (en dat geldt nog niet eens voor de *Monotremata*) levende jongen ter wereld brengen en deze zoogen.

Maar men heeft al die tegenstrijdigheden weggeredeneerd omdat men nu eenmaal de afstamming uit één oerplasma wilde, juist zooals men de kruising heeft weggeredeneerd omdat men nu eenmaal de soortsvorming door variabiliteit wilde. Zoo zegt b.v. DENDY in zijne redevoering als President der zoologische sectie van de Britsche Association op de in 1914 gehouden vergadering in Australië (zie Nature Sept. 3. 1914 p. 17): „while one of the extreme exponents of Mendelism LOTSY lately informed us that all species arise by crossing, and seriously suggested that the vertebrate type arose by the crossing of two invertebrates!”

Die verwondering van DENDY, die zelf de vertebraten uit één invertebraat-type wil doen ontstaan is . . . verwonderlijk.

En toch is ook DENDY niet tegen kruising als oorzaak van het ontstaan van soorten, maar wel tegen het ontstaan van *alle* soorten door kruising; op p. 23 nl. geeft hij toe.

„The fact that new and apparently permanent combinations may arise through hybridisation, and that the organisms thus produced have all the attributes of what we call distinct species”, maar . . . vervolgt: „does not justify in accepting the grotesque view — as it seems to me — that all species have arisen by crossing”.

Weer moet het „monster” gedood worden en DENDY's wapen is nu „that the only characters which appear to be inherited in Mendelian fashion are comparatively trivial features of the organism which must have arisen during the latest stages of phylogeny”, wat wel eenigszins in tegenspraak is met *the fact*, dat organismen met alle attributen van „what we call distinct species” door kruising ontstaan kunnen.

Hoe zeer men echter ook zijn best doet de soortsvorming door variabiliteit van één oerplasma te verklaren, alle pogingen om de verschillende phyla tot één te doen samenloopen falen.

Meer en meer komt men dan ook van de monophyletische af-

stamming van willekeurig door ons gemaakte groepen terug en in een artikel in het Zschr f. ind. etc. van Februari 1919, getiteld „Stammgarben” wijst dan ook WILCKENS er met nadruk op, dat „es in der Paläontologie immer wieder zur Aufstellung von Stammgarben (min of meer parallele afstammingsrijen), nicht von Stammbäumen gekommen ist, und dass sich anscheinend die Entwicklung der Organismen seit der Cambrischen Zeit, mit der allein die Paläontologie sich zu beschäftigen hat (omdat er geen pre-kambrische fossielen bekend zijn) vielfach nicht auf dem Wege einer baum-artigen Verzweigung, sondern auf einzelnen Liniën vollzogen hat”.

Dat dit alles zéér voor de opvatting spreekt, dat aan de evolutie niet één, maar meerdere soorten van oerplasmata hebben deelgenomen en dat de „oorsprong” onzer tegenwoordige groote groepen, die wel alle polyphyletisch zijn, zeer oud is, behoeft nauwelijks betoogd te worden.

Toen op eene wandeling in Thüringen in 1912 bij mij plotseling het denkbeeld opkwam: „er is geen erfelijke variabiliteit, wat men daarvoor hield is multipliciteit; *niet* variabiliteit, maar kruising is de oorzaak der evolutie”, begreep ik zeer goed dat dit denkbeeld op tegenstand zou stuiten; de snelle instemming waarin zich DE VRIES' mutatie-theorie aanvankelijk mocht verheugen, was immers het gevolg van de omstandigheid dat zij eene verklaring gaf van het algemeen aangenomen denkbeeld dat evolutie op erfelijke variabiliteit berustte. Mijne opvatting daarentegen ging lijnrecht tegen deze algemeen heerschende opvatting in, tastte o.a. de beteekenis van de morphologie in evolutie-vragen aan, wat JEFFREY b.v. zoo aan het hart ging, dat hij (Journal of Heredity January 1918 p. 27) schrijft:

„A significant fault in our author is a depreciation of morphology and phylogeny, although he admits his former close relations with these aspects of biological science. When a man past middle age abandons the beliefs of his most vigorous years, the critical reader is not likely to have much more confidence in his later than in his earlier faith.

Mijn critiek aan de morphologie, als arbiter in evolutie-vragen, uitgeoefend is dus te wijten aan zoo iets als seniele aftakeling. Gelukkig voor mij, dat de man, „que JEFFREY tue, se porte assez

bien", al is het helaas niet te ontkennen, dat de fysiek „most vigorous" jaren tot het verleden behooren

Gelukkig ook dat ik van af het begin zeer goed inzag, dat er niet de minste kans bestond op het verwerven van spoedige algemeene instemming, zoodat het feit dat deze er nog niet is, dan ook voor mij volstrekt geen teleurstelling is; integendeel is de instemming, die de grondgedachte der kruisingstheorie — nauwelijks 8 jaar na haar eerste conceptie — reeds van verschillende zijden verworven heeft voor mij eene aangename verrassing.

Wat thans nog het meest eene algemeene instemming in den weg schijnt te staan is het oude denkbeeld dat de Linné'sche soort een eenheid is en dat dus als deze  $x$  chromosomen telt, zij ook niet meer dan  $x$  verschillende chromosomen kan bezitten, als of het aantal iets omtrent de qualiteit der chromosomen zegt!

WINGE heeft er dan ook terecht op gewezen, dat de Linné'sche soort, die nu eenmaal geen eenheid is, veel meer dan  $x$  verschillende chromosomen bezitten kan.

Wel kunnen bij een *individu* met  $x$  chromosomen, door zelfbevruchting niet meer dan hoogstens  $2^x$  verschillende soorten van gameten en hoogstens  $3^x$  verschillende diploide biotypen ontstaan van welke  $2^x$  in alle kenmerken homozygoot zullen zijn, maar binnen een Linné'sche soort kunnen veel meer verschillende gameten met elkaar vereenigd worden en dus veel meer verschillende biotypen ontstaan.

Ook bij zelfbevruchting kan echter een individu van *Lathyrus odoratus*, dat volgens WINGE's onderzoekingen (Journal of Genetics April 1919 p. 133 seq.) 7 chromosomen in de haploide phase heeft reeds aan een aardig aantal verschillende biotypen het aanzijn geven. Zoo'n (extreem heterozygoot) individu kan  $2^7 = 128$  verschillende gameten en 2187 verschillende biotypen, van welke 128 homozygoot zullen zijn, opleveren.

Nog grooter wordt dit aantal bij allogame organismen, bv. bij *Drosophila ampelophila*, bij welke men altijd een mannetje met een vrouwtje moet paren, dus minstens van twee individuen moet uitgaan.

Uit één enkel paartje toch kunnen, zooals WINGE berekent, in  $F_1$   $4^x$  en in  $F_2$  en volgende generaties  $10^x$  genotypisch verschillende biotypen, van welke  $4^x$  in alle eigenschappen homozygoot zullen



zijn, ontstaan, als het mannetje en het vrouwtje maar in alle chromosomen heterozygoot waren.

*Drosophila ampelophila* nu heeft 4 chromosomen in de haploïde phase.

Zelfs uit één paartje (van extreem heterozygote individuen) kunnen dus in  $F_2$  reeds 10.000 verschillende biotypen ontstaan van welke 256 homozygoot zullen zijn.

De door MORGAN uit wilde *Drosophila*'s gekweekte, ongeveer 125 verschillende vormen, bewijzen dus in geen deele, dat deze door mutatie zijn ontstaan. Daarmede wil ik natuurlijk niet zeggen, dat MORGAN van zoo'n extreem heterozygoot paartje uitgegaan is, dat zou hij wel gemerkt hebben, want dan had de  $F_1$  hem reeds 256 verschillende typen moeten geven, maar MORGAN heeft zijn 125 verschillende vormen niet uit één paartje, maar uit — wie weet hoeveel — paartjes verkregen, telkens worden weer „mutanten" uit massa-culturen, (ook bij „mutanten" uit andere wilde soorten, zooals b.v. uit *Drosophila virilis* Sturtevant zie Genetics Nov. 1916 p. 591 seq.) en MORGAN zelf zegt, dat massa-culturen uit meerdere vrouwtjes en mannetjes bestonden. Het komt mij voor, dat MORGAN de moeilijkheid om twee individuen van dezelfde genotypische samenstelling te krijgen, te zeer onderschat heeft en daarom te lichtvaardig de uitdrukking mutanten gebruikt heeft voor optredende verschillen, die zeer goed hun oorzaak in het heterozygotisme van zijn uitgangsmateriaal kunnen gehad hebben. Hoe men overigens ooit het ontstaan van een progressieve mutant d. w. z. van een vorm, die een gen gevormd heeft, kan bewijzen als men, zooals MORGAN doet, het bestaan van „crossing-over" aanneemt, is mij niet duidelijk, trouwens . . . MORGAN'S „mutanten" zijn, zooals hij zelf aangeeft bijna uitsluitend „verlies-mutanten", wat er al weer voor spreekt, dat zij vermoedelijk splitsingsproducten van heterozygoot uitgangsmateriaal zijn.

Hoe meer men het denkbeeld op zij zet — men mag wel zeggen het ingeroeste denkbeeld — dat de Linné'sche soort een eenheid is, en dus als zij in de haploïde phase  $x$  chromosomen bezit niet meer dan  $x$  verschillende chromosomen kan hebben, des te meer zal men geneigd zijn onverwachte afwijkingen, niet als mutanten, maar als combinanten ten gevolge van kruising te beschouwen.

Het is zeker niet te veel gezegd, dat de laatste jaren de uiterst

grootte moeilijkheid, zoo niet de onmogelijkheid, van het aantobnen van mutatie — zelfs al bestaat deze — hebben aangetoend, terwijl ons dagelijks bevestigd wordt hoe veel verschillends door kruising kan ontstaan.

Ik geloof dan ook niet, dat het voorliefde voor eigen denkbeelden is, als ik zeg, dat de theorie van het ontstaan der soorten door kruising, althans veel waarschijnlijker is, dan de mutatie-theorie.

Ook directe steun krijgt de kruisingstheorie door vele waarnemingen in de natuur, die de algemeenheid van het voorkomen van kruising bewijzen.

Reeds FOCKE wees op het grootte aantal hybriden bij het geslacht *Rubus*, en KERNER vooral heeft op de vele hybriden bij allerlei plantenfamilies, in het wild voorkomend, gewezen en daaruit ook reeds de gevolgtrekking gemaakt, dat soorten door kruising kunnen ontstaan. Proeven werden echter tot steun dezer meening niet genomen. Het was vooral BRAINERD, die door zijn cultuurproeven met *Viola* —, waarover hij geregeld in het Bulletin van de Torrey Botanical Club bericht — aantoonde welke grootte rol de kruising in de natuur speelt, zoodat JEFFREY dan ook in het Journal of Heredity, January 1918 zegt:

„Insect pollination and the capacity for cross-fertilization are a striking feature of the highest seed-plants. This has led to a wholesale hybridization, the wide extent of which we are only beginning to appreciate.”

Nog meer zou JEFFREY deze gaan apprecieeren, als hij niet als eenig bewijs voor plaats gevonden bastaardeering, de aanwezigheid van steriel pollen aannam, terwijl wij thans toch weten, dat er talloze bastaarden bestaan met volkomen normaal pollen. Het is echter zeer interessant, dat JEFFREY (The mutation-myth, Science N. S. 448—491 1914) en (Sporeconditions in Hybrids and the Mutation-hypothesis of de Vries, Bot. Gazette October 1914) bij een groot aantal planten uit zeer verschillende groepen steriele sporen of pollen heeft kunnen aantoonen, wat — zooal geen bewijs — dan toch zeker eene sterke verdenking van plaatsgegrepen bastaardeering geeft. Steriele sporen of pollen vond hij bij *Sphagnum*, bij *Equisetum*, van welke hij in het Journal of Heredity 1918 l. c. zegt:

„Investigations proceeding in the reviewer's laboratory tend

to show that a number of the so-called varieties of the species of *Equisetum* are in reality nothing but hybrid forms."

Verder vond hij deze bij de *Polypodiaceae* (van welke trouwens BENEDICT Bull. Torrey Bot. Club 36 1909 11 wilde bastaarden, tot 3 genera behorend, in de Oostelijke Staten van Noord-Amerika aantoonde en sommige van deze daarna experimenteel verkreeg), bij één *Abies*, bij hybriede *Irissen*, bij onze gekweekte *Narcissen*, bij de meeste *tulpen* uit onze culturen, bij den bastaard *Lachenalia Nelsoni*, bij vele *Rosaceae*. zooals *Rosa*, *Rubus*, *Sorbus aucuparia*, *Sorbus sambucifolia*, *Sorbus americana* en vele andere; de eenige *Sorbus* zonder geaborteerd pollen was een soort uit Japan; bij bijna alle *Prunus*-soorten, van welke hij zegt — en dit is zeer belangrijk — dat zij wat later bloeide dan de andere en daardoor phenologisch geïsoleerd was, zooals de Japansche *Sorbus*, de eenige zonder geaborteerd pollen, geographisch geïsoleerd was. JEFFREY zegt dan ook:

- . „In some genera the multiplication of species through hybridisation is very large; for example over 4000 species of *Rubus* have been described in Europe, and in this country (America) SARGENT and others have described a very large number of species of *Crataegus*".

Het is zeker zonderling, dat JEFFREY zoo vasthoudt aan het denkbeeld dat alleen vormen met steriel pollen van hybriden oorsprong kunnen zijn en toch zelf *Rubus* als een centrum van „multiplication of species through hybridisation" aanhaalt terwijl toch LIDFORS (zie referaat door BAUR Bot. Ztg 1907 2e Abt. Sp. 291) uitdrukkelijk aangeeft:

„*Rubus*arten haben vielfach teilweise verkümmerten Pollen, Kreuzungen solcher Arten geben nun wiederholt Bastarde mit viel besser entwickeltem, teilweise sogar völlig normalem Pollen".

Als JEFFREY mij dan ook verwijt. dat „the fundamental defect in the work under review (mijn „Evolution by means of Hybridisation") an excessive confidence in experimental results" is en dat ik meer acht moest geven op „the morphological criteria of hybrids" zullen wel weinig onderzoekers hem gelijk geven en loopt hij gevaar op eene onderschatting van experimenteele resultaten en op eene overschatting van morphologische te worden gewezen.

Hij toont verder de aanwezigheid van steriel-pollen aan bij alle *Oenotheren*, bij onze gewone tuin-*Fuchsia's*, bij *Epilobium hirsutum* (tegenover normaal-pollen bij de systematisch geïsoleerde *Epilobium angustifolium*), bij eenige hybriede *Rhododendrons*, terwijl hij er later (Journ. of Heredity l. c.) nog op wijst dat gebleken is, dat een groot aantal der erkende soorten van *Potamogeton* in werkelijkheid hybriden zijn en dat TRELEASE „recently has listed more hybrid oaks than recognised species among our splendid American *Quercis*”, een hybriditeit, die trouwens reeds voor enkele van deze door MAC DOUGAL experimenteel was aangetoond. Toch wil JEFFREY slechts erkennen :

„That there appears to be good evidence that hybridization has been an important cause of the multiplication of species”, maar .. „there seems to be no logical support for the view that it has to do with their actual origin”.

Het „monster” moet weer gedood worden! Ik moet erkennen, dat deze zin van JEFFREY voor mij even logisch klinkt als: „there appears to be good evidence that sexual reproduction has been an important cause of the multiplication of the human race, but there seems to be no logical support for the view that it has to do with the actual birth of children”.

Ook van zoölogischen kant is gewezen op de groote rol, die de kruising bij het ontstaan van soorten speelt. In een artikel van GEROULD (die klaarblijkelijk de kruisingstheorie niet kende) komt menige zin voor, die door mij geschreven had kunnen zijn; het heeft tot titel: Species-building by Hybridization and Mutation en verscheen in de American Naturalist voor Juni 1914. Ik zal daaruit een en ander aanhalen :

„The erroneous idea that Linnean species are homogeneous, well-defined groups of equal importance has done much to retard progress in the experimental study of evolution. The limits of a species are often arbitrary, depending ultimately upon the temperament of the describer, and frequently based upon ignorance of the nearest allies of the individuals described, living in other parts of the world”.

„The most definite criteria of species, viz that „specific” characters are constant and that hybrids of Linnean species are infertile *inter se*, are only approximately correct. Charac-

teristics of species sometimes occur in heterozygous condition<sup>1)</sup>. Hybrids of Linnaean species, as has long been known, are often fertile".

Belangrijk is ook, dat hij er op wijst, dat men veelal als criterium voor eene goede soort aanneemt, dat zij „breeds approximately true to its kind and is approximately sterile with other closely related stock" en dan roept hij uit: „and yet in how few cases have both or either of these criteria been actually applied by the describer of the species"! om dan te vervolgen:

„As a matter of fact no stock that has been bred on a vast scale, so far as I am aware breeds absolutely true to specific characters."

Hij haalt als bewijs MORGAN's *Drosophila's* en DE VRIES' *Oenothera's* aan, waarin: „numerous mutants appear, probably by the absence of certain chemical elements or by unusual combinations of elements in the chromatin of the germplasma."

Het is duidelijk, dat hij — zooals trouwens veel Amerikanen, het woord „mutant" in een anderen zin dan DE VRIES gebruikt, hij bedoelt er slechts een afwijkenden vorm mede.

Hij gaat dan voort door te zeggen, dat afwijkingen als door MORGAN bij *Drosophila* waargenomen, waarschijnlijk zeer algemeen zijn en dat ieder insect, op zoo groote schaal gekweekt, vermoedelijk dezelfde verschijnselen, sommige zelfs in nog hoogere mate, zou vertoonen. Dat zuigt hij niet uit zijn duim, doch geeft als voorbeeld *Colias eurytheme*, de „orange sulphur" of Alfalfavlinder, van welke hij woordelijk zegt:

„Though this butterfly can not be bred on a scale comparable with *Drosophila* every 1000 individuals yield many discontinuous variations: red eyes in stead of green, tongue uncoiled instead of wound in a close flat spiral, when at rest, one antenna shorter than the other, the absence of certain spots from the wings, gynandromorphism, caterpillars with two longitudinal rows of large black dorso-lateral stripes upon a dorsal surface usually unmarked, caterpillars with one proleg less upon one side than the other."

*This is a partial list of points at which the descendants of three females of Colias eurytheme failed in a single summer to*

1) Bv. *Oenothera*.

*breed true to the characteristics of the species, though bred under uniform conditions."*

Mijn scepticisme tegenover de mutanten-natuur der door MORGAN beschreven *Drosophila*-afwijkingen wordt, dunkt mij, ten volle gerechtvaardigd door dit feit: dat 3 willekeurige, in het wild gevangen, vlinder-vrouwtjes dadelijk zooveel afwijkingen opleveren, wat toch, logischer wijze, slechts aan hun heterozygotisme kan worden toegeschreven.

GEROULD zegt dan ook: „that specific and variable characters do exist in heterozygous condition in wild stock of „pure” species, unmasked by dominance and easily detected, I have found to be the case in *Colias* at several points”.

Maar... ik zou aan het aanhalen kunnen blijven, men leze het artikel zelf en zal dan zien, dat hij niet alleen gevallen van bastaardeering in het wild bij insecten (*Adalid*, *Colias*, *Meganostoma*, *Basilarchia* en *Paratettix*), maar even goed tusschen vogels: *Colaptes*, *Quiscalus* en *Hemitophilia* kon constateeren en dat:

„Further differentiation, involving partial sterility, may be illustrated by the *Basilarchia* species-cluster, which may be followed by the establishment, and isolation through complete sterility of distinct types, or species in the strict sense of the term”.

Ik wil eindigen met er op te wijzen, dat hij (p. 325) zegt, dat het zoowel bij schrijvers over evolutie, als bij systematici een dogma geworden is „that hybridization of species, that is genuine species in good and regular standing before the scientific public, has played very little part in the origin of new species”, terwijl (p. 326) „to one who tries to divest himself of the accepted ideas regarding species and is on the watch for evidence of hybridization among unlike strains that we are accustomed to call species, new cases of such hybridization frequently come to light”.

Wat ik dus voornamelijk voor planten heb verdedigd, blijkt ook voor dieren op te gaan en levert natuurlijk nieuwen steun aan de kruisingstheorie.

Ook mag er wel eens op gewezen worden, dat er — in den loop der tijden — bij de verplaatsing der dieren en planten over de aarde, zooals die zeer veel is voorgekomen en nog voorkomt, veel gecompliceerder kruisingen in de natuur kunnen zijn

geschied, dan wij bij onze verervings-experimenten plegen toe te passen, zooals blijkt uit de mogelijkheid om zeer zonderlinge kruisingsproducten te verkrijgen.

Zoo vermeldt BARTLETT (aangehaald in Zschr. f. ind. etc. Juni 1916), dat een ♀ bastaard tusschen een ♀ Gajal (Voor-Indië) en een ♂ zebu (Geheel Azië) bevrucht werd door een Bisonstier (Amerika) waaruit een ♀ kalf geboren werd, dat weer met een Bisonstier vruchtbaar bleek te zijn.

Het diertje had dus onder zijn voorouders, als men de Gajal voor specifiek identiek met den Gaur houdt: *Bos gaurus* H. Sm., *Bos indicus* L en *Bison Americanus* Gm. dus: 3 Linné'sche soorten, tot 2 geslachten behoorend.

De natuur heeft dus materiaal voor kruisingen in overvloed.

Ook de meening, dat uit kruisingen tusschen de meeste runderlinneonten geen nieuw Linneon zou kunnen ontstaan, omdat bij de meeste van deze (*Bos indicus* × *Bos Taurus* en *Wisent* × *Bison* zijn uitzonderingen) alleen de vrouwelijke bastaarden fertiel, de mannelijke steriel zijn, is niet juist, want via zoo'n halfsteriele groep, kan weer een geheel fertiele paring-gemeenschap ontstaan, zooals uit het volgende blijkt:

De  $F_1$  mannetjes van de kruisingen *Bison* × „gewone” koe en *Wisent* × gewone koe zijn steriel, terwijl de  $F_1$  mannetjes tusschen Bisons en Wisenten wel vruchtbaar zijn. Nu blijkt echter uit proeven op Askana-Nova genomen, dat de mannetjes uit een kruising van een  $F_1$  bastaard tusschen een *Bison* en een „gewone” koe met een *Wisent* gekruist naar alle waarschijnlijkheid wel vruchtbaar zijn, ten minste *Petjka*, verkregen door *Staraja* (een dochter van een Bisonstier en van een grijze Ukratische steppenkie), te kruisen met den Wisentstier A, had normale spermatozoën, terwijl de onvruchtbare mannetjes van welke boven sprake was, die niet hebben.

Daar de zusters van *Petjka* ook vruchtbaar zijn, kan dus via een kruising, die slechts vruchtbare vrouwtjes oplevert, weer een volledig syngameon (parings-gemeenschap) ontstaan.

Ik zou nog menig voorbeeld kunnen aanhalen, zoowel van de vele mogelijkheden van kruising in de natuur, als ten bewijze van het zeer veelvuldig voorkomen van kruisingen, doch wil eindigen met op het belang van anatomisch onderzoek ter opsporing van bastaarden te wijzen: In Science N. S. 38 1913 p. 923 verscheen

een artikel van Miss HOLDEN „Anatomy as a means of diagnosis of plants hybrids”, dat door COULTER als volgt in de Bot. Gaz. 57 1914 p. 241 gerefereerd wordt:

„Miss HOLDEN has suggested that anatomical structures may be used in the recognition of spontaneous hybrids which are identical in external appearance with ordinary species. *There can be no question but that spontaneous hybrids are of extremely common occurrence, and when they are recognised at all, they have been described as variations of recognised species*<sup>1)</sup>. She uses as illustration a case of identical external structure covering profound differences in internal organisation. A hybrid between *Betula pumila* and *B. lenta* was recognised by anatomical structure which otherwise appeared to be *B. pumila*. Another illustration is obtained from a form of *Equisetum* which was clearly proved to be a hybrid. If this weapon proves to be as efficient as Miss HOLDEN hopes, it will go far toward attacking successfully the problem of mutations.”

Welke groote rol kruising in den strijd om het bestaan kan hebben, zelfs zoo'n groote, dat reeds de  $F_1$  bastaard *alleen* op een bepaalde plaats in leven blijft, toont het volgende voorbeeld. In de Deutsche Landw. Presse VII n°. 40 Berlin 19 Mai 1880 vermeldde de „fürstlich Solm'sche Fischereipächter und Hoffischer” het volgende:

„*Ciprinus Carpio* (de gewone karper)  $\times$  *C. auratus* (Goudvisch): Sie wogen nach  $2\frac{1}{2}$  Jahren bis zu  $3\frac{3}{4}$  Pfund, waren also den gleichaltrigen reinen Karpfen im Gewichte voraus. Ganz besonders aber war die Tatsache bemerkenswerth, dass sie sich bedeutend lebenszäher zeigten als die Karpfen. In dem kalten Winter 1879/80 waren nach ca. 14 tägigen Frost bei beginnendem Tauwetter die *sämmtlichen* Karpfeninsässen eines Teiches, 350 Stück zu Grunde gegangen, dagegen die Bastarde 300 Stück *sämmtlich* munter und wohl”.

Ook ten opzichte van ziekten kan kruising groot voordeel bieden. Het door de veefokkers in de zuidelijke staten van Noord-Amerika zoo gevreesde Texas-fever wordt door een protozoon veroorzaakt, dat door teken wordt overgebracht, mutatis mutandis, zooals malaria door *Anopheles*-muggen. Op de ranch van Mr. A. P. BORDON in Pierce, Texas, liepen nu in dezelfde wei Hereford-koeien en

1) Duidelijk bewezen door BRAINERD's *Viola*-kruisingen.



Zebu's; een photo in the *American Naturalist* 46 1912 p. 435 toont nu, dat een Zebu geen enkele teek droeg, terwijl er zoo véél op een met deze in dezelfde wei geloopt hebbende Hereford-koe aanwezig waren, dat men niet begrijpen kan hoe het dier de door deze veroorzaakte irritatie uithield. De  $F_1$  dieren, ware pracht-dieren, uit de kruising Hereford en Zebu, afgebeeld op p. 431 van het aangehaalde tijdschrift waren eveneens volkomen teek-vry.

Het wordt werkelijk tijd, dat men er mede ophoudt bastaarden als iets ongewoons of tegen-natuurlijks te beschouwen, die nu eenmaal met evolutie niets te maken kunnen hebben, zij *zijn* er en in zeer grooten getale; wie ze tracht weg te redeneeren handelt als de aan den aanvang van dit artikel genoemde schotsche boeren, die het „monsterveulen” van de muil-dier-merrie dood-sloegen in de naieve overtuiging daarmede ook het feit vernietigd te hebben. Om nog eens GEROULD (*Am. Nat.* 48 1914 p. 334) aan te halen, waar hij het ontstaan van soorten bepleit: „Nature probably makes more random experiments in hybridization than we imagine; many fail; some succeed; and in especially favorable stock like *Colias* (een vlinder) judging from the numbers of closely allied but different types (species) occurring in the same localities in western Asia or in the Northwestern United States and British America, probably many succeed”.

Dat hetzelfde geldt voor *Salix* en *Rubus* zal wel niemand betwijfelen; wie zoekt, kan evolutie *in de natuur* dagelijks en vlak bij huis waarnemen en de oorzaak is... kruising!

Velp, 16 Februari '20.

(Ingezonden 17 Februari 1920).

# EENIGE OPMERKINGEN NAAR AANLEIDING VAN LOTSY'S ARTIKEL „DE OENOTHEREN ALS KERNCHIMEREN”

door H. N. KOOIMAN.

Bij bovengenoemd artikel, in de eerste en tweede aflevering van *Genetica* I, heeft Dr. LOTSY mijn medewerking vermeld, waarvoor ik hem hier openlijk dank zeg. Dat de inhoud der hier volgende opmerkingen een meening geeft, niet in overeenstemming met den inhoud van dat artikel, vraagt daarom eenige opheldering. Deze is in de eerste plaats, dat mijn medewerking zuiver experimenteel was, in den tijd, dat LOTSY's ideeën over *Oenothera* en mogelijk meer algemeen zich meer en meer ontwikkelden en dat sedert meer dan een jaar is verlopen, in welken tijd mijn meening zich gewijzigd heeft. Bovendien is een vaster vorm van LOTSY's hypothese der verwerping van genen, pangenen, factoren e. d. van veel later datum geweest. Vooral in dit laatste kan ik niet meegaan, al zou ik de vereenvoudigingen, welke er in eerste instantie uit voortvloeien, ook zeer kunnen toejuichen.

Dat de chromosomen dragers zijn van erfelijke eigenschappen en dat ze niet alle gelijkwaardig zijn, daarvan hebben reeds jaren geleden proeven van BOVERI<sup>1)</sup>, mij overtuigd en sindsdien vooral de onderzoekingen uit de school van TH. HUNT MORGAN. Ik deel ook de veelal aangehangen meening, dat verdeeling der chromosomen — bij de reductiedeeling — over de dochterkernen, volgens de toevalswet, de verklaring is voor Mendelen zonder complicaties. Waren het alleen deze feiten, die verklaring vroegen, dan zou er, voor wie in de chromosomen de dragers der erfelijke eigenschappen

1) Boveri 1904. Ergebnisse ueber die Konstitution der chromatischen Substanzen des Zellkerns. (Jena, G. FISCHER.)

zien, geen reden zijn langer met pangenen, chromomeren<sup>1)</sup> etc. te werken, maar zou — bij wijze van hypothese — het woord „chromosoom” al deze termen gevoeglijk kunnen vervangen.

Evenmin zijn er moeilijkheden met het verklaren van de z. g. n. „gleichsinnige” werking van factoren. Ook hier blijft de verdeling volgens de eenvoudige toevalswetten het verklarend moment en de aanname van LOTSY: dat het niet gelijkgerichte maar identieke oorzaken zijn die deze wijze van erfelijkheid beheerschen is daarom in zijn opzet niet fundamenteel. Hij staat daarin, tenminste voor sommige gevallen, niet alleen. SHULL<sup>2)</sup> heeft dezelfde aanname gemaakt voor het bifactorieele verschil tusschen *Capsella bursa pastoris* en *Capsella Heegeri* en GATES<sup>3)</sup> voor twee factoren welke anthocyaan doen optreden bij *Oenothera*'s in zijn culturen.

Dat het, nog verder gaande, in verschillende gevallen aan te nemen zou zijn, dat eenzelfde chromosoom meermalen voorkomt in een der gameten, welke de hybride, die beschouwd wordt, hebben doen ontstaan, heeft waarschijnlijkheid, gezien het voorkomen van tetraploide vormen.

De identificeering van gelijkgerichte en gelijke oorzaken mag echter m. i. niet gegeneraliseerd worden. Ik zie hier af van de uiteenzetting van een voorbeeld, dat dit volgens mijn meening overtuigend aantoonst, daar ik deze gegevens later uitvoerig zal behandelen. Het betreft twee factoren bij boonen, welke beide het optreden van een gekleurde zoom rondom den navel veroorzaken, welke echter verder geheel verschillende werking hebben.

Zeer groote moeilijkheden ontmoet de hypothese der identificeering van chromosomen en pangenen ter verklaring van koppeling

1) Opzettelijk zonder ik hier de begrippen „gen”, „faktor” e. d. uit, welke geheel vrij zijn, of behooren te zijn, van eenige stoffelijke voorstelling, omtrent de stoffelijke wijze waarop kenmerken en eigenschappen worden overgebracht. M. i. zou het zeer raadzaam zijn de termen „pangeen”, dat is stoffelijke drager eener erfelijke eigenschap, en „gen”, dat is de onstoffelijke ontwikkelingsfactor, uit elkander te houden. Men zie JOHANNSEN's Elemente pg. 143: „Das Wort Gen ist also völlig frei von jeder hypothese”.

2) SHULL G. H. 1914. Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris*. (Zschr. ind. Abst. u. Vererb. L. XII. p. 97—149).

3) GATES R. R. 1917. Vegetative segregation in a hybrid race. (Journ. of Genetics. VI. p. 237—253).

(en afstooting) van genen, het vaker of minder vaak samengaan van kenmerken, dan volgens de eenvoudige mendelsche wetten te verwachten is.

Absolute koppeling van eigenschappen, het steeds samengaan van bepaalde kenmerken, berust hier, als bij de gangbare opvatting, op een werking van dezelfde oorzaak (hetzelfde pangeen; bij LOTSY hetzelfde chromosoom; neutraal hetzelfde gen) op de ontwikkeling van verschillende organen van het organisme, terwijl de genen- en pangenenhypothese bovendien in speciale gevallen absolute koppeling van factoren aanneemt.

Partieele koppelingen daarentegen berusten op het relatief frequent samenwerken van verschillende oorzaken, in ieder geval vaker dan volgens de eenvoudige toevalswetten te verwachten is. Mutatis mutandis geldt dit voor afstootingen, die ik dus verder niet behoefte te noemen.

BATESON heeft getracht dit te verklaren door het opstellen der reduplicatietheorie. Deze vereischt niet de aanwezigheid van afzonderlijke erfelijkheidsdragers binnen het chromosoom; ter verklaring van koppelingen met deze verbonden zou de hypothese van LOTSY een sluitend verband kunnen vormen. Volgens mijn inzicht echter maakt ze een gekunstelden indruk en schiet te kort in het verklaren van koppelingsverhoudingen, zooals die door MORGAN zijn waargenomen.

Daartegenover staat, dat het voor de hand ligt, in de richting, waarin LOTSY verklaring zoekt voor de erfelijkheidsverschijnselen, koppeling van chromosomen aan te nemen. Zonder te willen zeggen, dat koppeling van chromosomen mij onaannemelijk lijkt of zelfs maar onwaarschijnlijk, ben ik van meening, dat niet voldoende grond voor een werkhypothese in dien zin aanwezig is. In ieder geval wil ik aantonen, dat de resultaten van het onderzoek bij *Drosophila* onmogelijk in eenvoudige overeenstemming zijn te brengen met LOTSY's hypothese van chromosomen pangenen identificatie, zoomin gecombineerd met reduplicatie- als met chromosomenkoppelingshypothese. Koppeling van chromosomen kan de koppeling van factoren niet verklaren.

De gegevens zijn de volgende:

Er zijn bij *Drosophila* vier paar chromosomen en vier groepen van kenmerken, die partieel gekoppeld zijn. Alle kenmerken behorend tot dezelfde groep vertoonen steeds onderling koppelingsverschijnselen. Kenmerken behorend tot verschillende groepen

zijn nooit gekoppeld, maar mendelen, indien ze tegelijkertijd heterozygoot aanwezig zijn, onafhankelijk van elkander.

De vraag is nu welke de consequenties zijn van partieele chromosomenkoppeling.

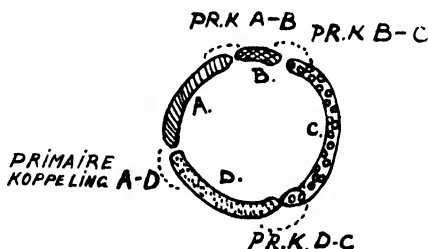
Bij aanwezigheid van vier paar chromosomen kunnen zich de volgende gevallen voordoen:

1°. Gekoppeld zijn die chromosomen, die in het stadium van de kerndraad aan elkander grenzen. Is de kerndraad gesloten, dan zijn er vier grensplaatsen — is zij open, drie.

2°. Telkens twee heterologe chromosomen kunnen gekoppeld voorkomen, wat bij vier chromosomen tot zes groepen van primaire koppelingen aanleiding geeft.

Men zou geneigd zijn te denken, dat het onder 1° genoemde geval met gesloten kerndraad, aan de werkelijkheid beantwoordt. Beschouwt men het nader dan blijkt het niet waar te zijn.

Men stelle zich den kerndraad aldus voor:



Verondersteld worden de primaire koppelingen:

A-B; B-C; C-D; D-A.

Er volgt echter uit dat een reeks secundaire koppelingen moet optreden:

- chromosoom A met chromosoom C door middel van B
- chromosoom A met chromosoom C door middel van D
- chromosoom B met chromosoom D door middel van C
- chromosoom B met chromosoom D door middel van A.

Bovendien kunnen alle chromosomen gekoppeld voorkomen. Voornamelijk niet in overeenstemming met de gegevens van MORGAN is, dat de kenmerken uit de eene koppelingsgroep ook met kenmerken uit elke andere primaire groep gekoppeld kunnen voorkomen. Dit bezwaar blijft gelden voor elke voorstelling van chromosomenkoppeling.

Niet minder groote moeilijkheden brengt mede het feit, dat zoo-vele ontwikkelingsfactoren zijn gevonden bij een soort van dier als *Drosophila*, dat haploïd slechts vier chromosomen heeft en dat de kenmerken, door deze factoren veroorzaakt, onafhankelijk van elkander kunnen optreden. Men zou zich dit zoo kunnen voorstellen, dat een zeer groot aantal verschillende chromosomen het totaal der eigenschappen van het syngameon *Drosophila ampelophila* (indien onder hetzelfde syngameon tenminste niet nog andere vormen buiten deze Linnésche soort vallen) bepaalt. Al deze chromosomen zijn dan in vier groepen van gelijkwaardige te rangschikken, welke dan als door LOTSY gelijksoortig te benoemen zouden zijn, b.v. A, A', A" etc. en alle zouden de waarde hebben van een ondeelbaar pangeen — tenminste van morphologische eenheden. Hoe de verschillende gelijkwaardige chromosomen genetisch met elkander verband houden blijft daarbij een nog onopgelost probleem. Hoewel LOTSY zich niet uitvoerig uitlaat over zijn voorstelling meen ik dat dit ongeveer de logische uiteenzetting is.

Een zeer sterk argument tegen deze voorstelling lijkt mij een experiment van MULLER,<sup>1)</sup> die er in slaagde *Drosophila* ♀ te krijgen, heterozygoot voor twee en twintig factoren. Daar bleek, dat niet twee der factoren behoeven samen te gaan is dit niet met LOTSY's voorstelling in overeenstemming te brengen.

Hiermede acht ik voldoende aangetoond, dat de resultaten, bereikt bij het genetisch onderzoek van *Drosophila*, niet verklaard kunnen worden wanneer wordt aangenomen, dat het chromosoom één erfelijke factor draagt, ook niet met behulp van een hypothese van chromosomen-koppeling of reduplicatie. Dat ik hierbij voortdurend op *Drosophila* ben door gegaan is aan twee redenen te wijten: ten eerste omdat LOTSY er zelf een steun voor zijn hypothese in heeft gezien en ten tweede omdat ander materiaal, waarbij zoovele genen in het spel zijn en zoovele genen tegelijkertijd in kruisingen heterozygoot zijn samengebracht niet te vinden is.<sup>2)</sup> —

1) Dit voorbeeld haal ik aan uit HANS NACHTSHEIM. Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren zytologische Grundlage. (Zschr. f. ind. Abst. u. Vererb. XXII. pg. 118 sq.)

2) Sedert het schrijven van deze opmerkingen heb ik vernomen, dat door O. WHITE is gevonden, dat bij *Pisum* een verdeeling van genen in 7 groepen van onderling gekoppelden voorkomt, in overeenstemming met het haploïde chromosomen aantal, dat eveneens 7 bedraagt.

In zooverre kan ik dus alleen betoogen, dat voor *Drosophila* de verklaring op grond van LOTSY's hypothese mij onmogelijk lijkt en daaruit de conclusie trekken (een deductie) dat het voor andere gevallen wel zal zijn als bij *Drosophila*. Overigens zullen experimenten in soorten, welke reeds zeer diepgaand genetisch geanalyseerd zijn, hier opheldering kunnen geven. Er zullen dan individuen gemaakt moeten worden, welke heterozygoot zijn voor meer dan het diploide aantal chromosomen. Dat dit te doen voorloopig voorbehouden is aan onderzoekers, die reeds langen tijd in bepaalde soorten experimenteren is duidelijk.

Ondertusschen is het bovenstaande voor mij de reden om ook voor *Oenothera* chromosomenkoppeling, welke zich dan in extremo uit als kernchimerie, te verwerpen, hoewel ik toegeef, dat ik dit voorloopig niet veel sterker kan argumenteeren, dan boven is aangegeven.

Dat bij *Oenothera*-bastaarden mendelen voorkomt is zeer waarschijnlijk<sup>1)</sup> al is ook tegen veel ondersteld mendelen wel vaak veel in te brengen. Om dit afdoende te bewijzen zou men het onafhankelijk mendelen van meerdere factoren, tegelijkertijd in één individu heterozygoot aanwezig, moeten aantoonen. Zoolang dit niet het geval is verklaart de kernchimerie-hypothese dit evengoed. Alleen het sterk splitsen van enkele *Oenothera*-bastaarden wijst op zeer gecompliceerde erfelijkheidsverhoudingen, die echter niet geanalyseerd konden worden. Zelfs indien het al streng bewezen werd, dat mendelen voorkomt, dan zou dit nog niet tegen de kernchimerie-hypothese pleiten, daar LOTSY dit in zijn schema<sup>2)</sup> degelijk heeft uiteengezet.

Ter verklaring der zoo merkwaardige erfelijkheidsverschijnselen der *Oenothera*'s staan dus — naast andere — tegenover elkaar een hypothese van chromosomenkoppeling en van pangenenkoppeling

1) BRADLEY M. DAVIS. 1919. The segregation of *Oenothera brevistylis* from crosses with *Oenothera Lamarckiana*. (Genetics III p. 501.)

2) L'oenothère de Lamarck. (Arch. Néerl. d. sc. exc. et nat. Sér. III B. t. III p. 324 sq. 1917.)

Alleen indien het onafhankelijk mendelen aangetoond kan worden van ongeveer zooveel kenmerken of groepen kenmerken als het haploïde chromosomen aantal bedraagt, zou dit noodzakelijk maken, de kernchimerie-hypothese te verlaten.

binnen het chromosoom, waarbij ik op alle bovengenoemde gronden de voorkeur geef aan de laatste. Hoe men op grond van een hypothese van pangenenkoppeling het optreden van tweelingen, drielingen en vierlingen kan verklaren, benevens het optreden van constante bastaarden, welke in hoofdzaak twee verschillende gametensoorten vormen, moge uit het volgende blijken:

*Stelt men zich voor, dat in de meeste Oenothera's de voornaamste kenmerken van habitus veroorzaakt (mede veroorzaakt) worden door pangenen in hetzelfde chromosoom gelocaliseerd, dan volgt daaruit, dat bij een relatief zelden plaats vinden van factorenuitwisseling, ook bij een zeer belangrijke graad van heterozygotie, in hoofdzaak slechts de gameten worden gevormd, welke het beschouwde individu hebben doen ontstaan.<sup>1)</sup> Zijn het bij twee verschillende soorten vergelijkbare chromosomen, zooals dan meestal het geval zou zijn en zooals dat mij ook logisch lijkt, dan kan bij heterogamie of, indien de homozygoten onbestaanbaar zijn, ook bij isogamie een constante bastaard ontstaan. Is dit niet het geval, zijn het dus bij de gebastardeerde soorten niet vergelijkbare chromosomen dan treedt bij vrije chromosomenuitwisseling groepsgewijs mendelen van factoren op<sup>2)</sup> volgens tweefactorenschema. De zeldzaam voorkomende factorenuitwisseling kan dan verklaard worden bv. op de wijze van crossing over en het is duidelijk, dat de frequentie van dit verschijnsel — volgens de mechanische beginselen van JANSSENS — niet slechts afhangt van den relatieven afstand der localisatie der pangenen, maar in de eerste plaats van de wijze waarop de chromosomen in de reductiedeeling met elkander in verbinding staan. Als hulphypothese blijft bovendien het door HERIBERT NILSSON en RENNER waarschijnlijk gemaakte, dat de meeste, zoo niet alle homozygote Oenothera's niet levensvatbaar zijn en dit evenals de heterogamie eischt een speciale verklaring.*

Ondertusschen heeft LOTSY<sup>3)</sup> een verrassende gedachte uiteengezet in het tijdschrift voor geneeskunde in een artikel dat ik in

1) Volgens schrijven van LOTSY heeft zijn tegenwoordige assistent GOEDERWAAGEN dezelfde veronderstelling opgeworpen.

2) Deze mogelijkheid vermeld ik voor de volledigheid, hoewel ik het als onwaarschijnlijk beschouw.

3) J. P. LOTSY. Mutatie of kruising, de oorzaak der evolutie? (Nederl. Tijdschr. v. Geneesk. 1918. Tweede helft n<sup>o</sup>. 17.)



Genetica kort heb besproken. Het behandelt de vraag: Hoe moet men zich voorstellen dat al het levende aan een zoo specifieke vorm komt — m. a. w. hoe kunnen we ons de organisatie voorstellen van de fysisch-chemische stoffen, welke essentieel zijn voor een wezen en in werkelijkheid dat wezen bepalen.

Het antwoord — kort samengevat — dat, zoo goed als in het levenlooze, ook in het levende de vorm der samenstellende elementen den vorm van het geheel bepaalt. Het komt mij voor, dat deze gedachte met zeer veel vrucht is vast te knoopen aan een pangen- en chromosomen-hypothese der erfelijkheid.

Aanvaardende, dat aan het levende wezen een zeker physico-chemisch stelsel ten grondslag ligt is het zeer waarschijnlijk, dat dit niet één enkele gecompliceerde chemische stof is. Daarvoor levert de moderne kennis van het mendelisme voldoende gronden. Dat deze gecompliceerde stoffen niet willekeurig dooreen gemengd zijn maar streng t. o. v. elkander plaats bepaald zijn, daarvoor pleit het aangehaalde artikel van LOTSY. Het is m. i. slechts een stap verder aan te nemen, dat de afzonderlijke chemische eenheden de pangen- en chromosomen voorstellen aan welke reeds eerder BEYERINCK — bij hypothese — de natuur van enzymen heeft toegeschreven. Misschien verdient het aanbeveling ze in dit verband enzymogenen te noemen, daar zij de hypothetische enzymen in het actieve plasma brengen. Een samenvoeging der enzymogenen tot een gedetermineerd stelsel binnen de kern lijkt mij dan niet meer logisch zooals LOTSY zich dit voorstelt. Deze neemt aan, dat een klein aantal onafhankelijke stoffen (onafhankelijk, afgezien van chromosomenkoppeling) zich als chromosomen vertoonen. Denkbaar lijkt mij een samenvoeging van pangen- en chromosomen in het chromosoom, waarbij elk chromosoom een gesloten stelsel is en dit is in zeer mooie overeenstemming met de resultaten van MORGAN, waarbij ter verklaring aangenomen wordt, dat de pangen- en chromosomen een zeer streng bepaalde plaats innemen. Denkbaar is daarbij bovendien, dat deze localisatie een uiting is van chemico-fysische kristallisatie volgens den vorm der samenstellende gecompliceerde stoffen.

#### Zusammenfassung.

Zu LOTSY's Aufsatz „De Oenotheren als kernchimeren“ in Genetica Bnd. I habe ich oben folgende Bemerkungen gemacht. Ich stimme

ihm bei, dasz Verteilung der Chromosomen nach den Gesetzen des Zufalls nicht-kompliziertes Mendeln zwanglos erklärt. Ich bin aber der Meinung dasz es nicht geraten ist mit ihm als allgemein gültig anzunehmen, dasz gleichsinnige Wirkung von Faktoren zurück zu führen sei auf mehrfaches Anwesendsein derselben Ursache. Ich habe dazu aus eigener Erfahrung vorläufig berichtet ueber einen Fall von gleichsinniger Wirkung zweier sehr verschiedener Faktoren bei Bohnen, welche beide Färbung einer Zone der Samenhaut, rings um den Nabel herum, verursachen.

Weiter bestreite ich seine Hypothese, dasz die gesammten Resultate der Mendelforschung zu erklären seien ohne Annahme von Pangenenen u. d. gl. Damit hat er die Chromosome den Pangenenen gleichgesetzt. Meine Argumente sind Folgende:

Wenn Chromosomenkoppelung (Kernchimerie) partielle Koppelung van Merkmalen erklären sollte, müszten immer Merkmale der einen Koppelungsgruppe auch in der Anderen anwesend sein. Das ist bestimmt nicht der Fall: Merkmale zu verschiedenen Koppelungsgruppen gehörig mendeln immer unabhängig von einander.

Nach LOTSY's Hypothese könnten nicht mehr absolut gekoppelte Gruppen von Merkmalen anwesend sein als die diploide Anzahl der Chromosomen beträgt das heiszt für *Drosophila* acht MULLER hat aber *Drosophila*-Weibchen dargestellt, die für 22 Faktoren heterozygot waren.

Da nun für das am eingehendsten untersuchte Material (*Drosophila*) Chromosomenkoppelung die Erblichkeitsverhältnisse nicht zu erklären vermag, bin ich der Meinung, dasz man auch für *Oenothera* nicht ohne sehr wichtige Argumente diese Hypothese annehmen kann. Daher denke ich mir die Sachlage so, dasz die wichtigsten Merkmale der Oenotheren an Pangene gebunden sind, welche im selben Chromosome ihren Sitz haben. Wenn nur feste Koppelung besteht würde dies im Sinne RENNERS die Erblichkeitsverhältnisse vielleicht klar machen.

(Ingezonden: 15 Juli 1919).

## BOEKBESPREKING.

CALKINS G. N. and GREGORY L. H., 1913. Variations in the progeny of a single ex-conjugant of *Paramecium caudatum* (Journal exp. Zoöl. XV, p. 467).

STOCKING, R. J., 1915. Variation and inheritance in abnormalities occurring after conjugation in *Paramecium caudatum* (Journal exp. Zool. XIX, p. 387.)

MIDDLETON, A. R., 1915. Heritable variations and the results of selection in the fission rate of *Stylonychia pustulata* (Journal exp. Zool. XIX, p. 451).

HEGNER, R. W., 1918. Variation and heredity during the vegetative reproduction of *Arcella dentata*. (Proceedings nat. Acad. of sciences U. S. A., IV, p. 283).

ACKERT, J. E., 1916. Effect of selection in *Paramecium* (Genetics I, p. 387.)

JENNINGS, H. S., 1916. Heredity, variation and the results of selection in the uniparental reproduction of *Diffugia corona*. (Genetics I, p. 407).

ERDMANN, RH., 1919. Endomixis and size variations in pure lines of *Paramecium aurelia* (Proceedings of the soc. f. exp. Biol. and med., XVI, p. 60).

Onderzoekers van erfelijkheid bij protozoa hebben den laatsten tijd getornd aan JOHANNSEN's zuivere lijnen en JENNING's Clonen. Aan schommeling van meeningen schijnt ook de schommelende variatie zich niet te onttrekken.

Nadat CALKINS en GREGORY erfelijke variatie in grootte bij de nakomelingschap van een exconjugant van *Paramecium* hadden beschreven, zag STOCKING eveneens bij exconjuganten een erfelijken vorm van abnormaliteit ontstaan, welke later somtijds tot den norm terugkeerde. Bij selectie werd echter een groep geïso-

leerd, die 70 procent abnormale exemplaren tegenover een andere groep, die slechts 1 procent abnormale vertoonde. De voorafgaande conjugatie is echter, zooals men begrijpen zal, een verwikkeling, die de waarde dezer uitkomsten twijfelachtig maakt.

Meer aandacht wekken de onderzoekingen in het laboratorium van JENNINGS zelf, waar MIDDLETON bij afstammelingen van *Stylonychia pustulata* in een uitgebreide reeks van proeven tot een geheel andere uitkomst geraakte dan hetgeen zijn leermeester bij de zuivere lijnen van *Paramaecium* had gevonden. Niet de selectie van een anatomisch, doch van een physiologisch verschil werd door dezen onderzoeker bestudeerd. Hij had opgemerkt, dat het deelingstempo bij afstammelingen van eenzelfde individu ook onder gelijke levensomstandigheden niet steeds overeenkomstig was. Uitgaande van een pas uit slootwater gevangen *Stylonychia*, zonderde hij een afstamming af, welke door langzame voortplanting, een andere, welke door sneller voortplanting was ontstaan en bracht deze in afzonderlijke uithollingen van eenzelfde voorwerpglas in eenzelfde voedingsvloeistof, zoodat de levensomstandigheden volkomen gelijk waren. Deze selectie werd nu in de volgende generaties voortgezet, b.v. in één proef dertig generaties lang. In begeleidende krommen en tabellen is waarneembaar, dat de selectie in den loop der generaties een accumuleerende werking vertoont. De snelle reeks heeft in 130 dagen 178—187, de langzame reeks slechts 116—128 generaties voortgebracht. Men krijgt dus twee krommen, welke elkaar zelfs niet bedekken. Eveneens bleek het mogelijk door voortdurende selectie in omgekeerde richting uit de reeks met sneller deelingstempo weer een langzamer type te kweken en andersom. Na staking der selectie was na verloop van ruim 100 dagen het verschil in deelingstempo nog aanwezig. De clone, afstammend van één enkel zich ongeslachtelijk voortplantend individu was dus — wat dit bestudeerde physiologische kenmerk betreft — in twee clonen gesplitst. Deze uitkomst, welke zoo geheel anders was dan men in het laboratorium van JENNINGS had verwacht, werd nog door twee reeksen van overeenkomstige proeven getoetst, waarbij de derde keer werd uitgegaan van een geheel nieuw gevangen exemplaar van *Stylonychia*. Werd in de beide clonen conjugatie opgewekt, dan gedroegen zich de exconjuganten van den vijfden dag af als de asexueele vormen vóór de koppeling: het bovengenoemde

verschil in deelingstype was weer volledig aanwezig. Volgens MIDDLETON heeft dus selectie van een kleine fluctueerende variatie tot de splitsing van een clone geleid; er is geen sprake van mutatie, want de verandering, treedt niet plotseling op, doch er heeft accumulatie plaats. De negatieve uitkomst van vroegere onderzoeken, die alleen met morphologische kenmerken werkten, schrijft MIDDLETON voornamelijk toe aan het geringe aantal generaties, dat bij de selectieproeven in bewerking was genomen, zoodat een eventueel morphologisch klein verschil buiten de grenzen der waarneming viel.

We hebben gezien, dat MIDDLETON door voortdurende omgekeerde selectie uit de reeks met sneller deelingstempo weer een langzamer type kon verkrijgen; een feit, dat te denken geeft en onmiddelijk twijfel wekt aan de aanwezigheid van een genotypische wijziging in MIDDLETON'S sneldeelende clone. Dit is ook MORGAN niet ontgaan en het is diens aanvalspunt in zijn kritiek op MIDDLETON'S interpretatie geworden (*Critics on Evolution* 1918.)

Behalve MIDDLETON en HEGNER, die bij *Arcella dentata* het aantal spinae der schaal van een zuivere lijn bij selectie zag toenemen, en den standvastigen genotypus bij vegetatieve voortplanting ontkent, is ook JENNINGS zelf 8 jaar na zijn bevestiging van JOHANNSEN'S zuivere lijnen, bij *Diffugia corona* tot ander inzicht gekomen. JENNINGS onderzocht tal van kenmerken van deschaaldezer protozoo, die niet door uitwendige invloeden worden gewijzigd met name het aantal tanden rondom de mondopening, het aantal stekels op de schaal enz.). In populaties wordt een sterke correlatie dezer verschillende kenmerken gevonden; bij selectie van één kenmerk zullen ook de andere in gewijzigden vorm te voorschijn komen. Ook hier bleek de selectie een positief resultaat te geven. Afstamelingen van één enkel individu vormen ten slotte een zeer gemengde populatie. Dat in JENNINGS, laatstgenoemde proeven zulk een geheel andere uitkomst werd bereikt dan 8 jaar te voren bij *Paramaecium*, spoorde RHODA ERDMANN — de kenner bij uitnemendheid van dit infusorium — aan, haar culturen, die zich sedert 1907 ongeslachtelijk hebben voortgeplant, voor proeven in deze richting te gebruiken. Het bezwaar, dat *Diffugia* zich ook geslachtelijk voortplant en dat MIDDLETON'S proefvoorwerp mogelijkerwijze in hetzelfde geval heeft verkeerd, wordt in ERDMANN'S proeven vermeden. Met

zorgvuldige uitschakeling van den invloed der uitwendige omstandigheden heeft ERDMANN zich allereerst afgevraagd, wat de uitwerking der *endomixis* is op de verdeeling der genen in het nageslacht. Met deze *endomixis* had JENNINGS bij zijn proeven met *Paramecium* nog geen rekening kunnen houden, want deze periodieke oplossing en reconstructie van den macro- en micronucleus bij *Paramecium* tijdens ongeslachtelijke voortplanting, is eerst later door WOODRUFF en ERDMANN aan het licht gebracht. Ook aan ACKERT, die nog in het jaar 1916 de variatie in grootte bij *Paramecium* uitsluitend aan invloed van omgeving en groei toeschrijft, was deze periodieke omwenteling in de cel nog onbekend. Wanneer *Paramecium* nadert tot het tijdstip der *endomixis*, neemt zijn gemiddelde lengte af evenals het deelingstempo; de variabiliteit, in maat door de standaardvariatie uitgedrukt, is in deze periode zeer aanzienlijk, doch neemt na de *endomixis*, wanneer deelingsfrequentie en gemiddelde lengte toenemen, zelf in waarde af. Deze vermindering der variabiliteit wijst dus op een stabiliseerenden invloed van het proces der *endomixis*, zooals eenige andere onderzoekers bij conjugatie van infusoria hadden aangetoond. Tegenover deze verminderde schommeling der variatie kon ERDMANN echter bewijzen, dat de afstammelingen der beide deelingshelften na *endomixis* afzonderlijk uitgezaaid, onder volkomen gelijke levensomstandigheden, dikwijls een verschillende gemiddelde lengte vertoonen. Door selectie was het mogelijk, zooals MIDDLETON bij *Stylonychna* voor de deelingsfrequentie had gevonden, de enkele clone in nieuwe clonen te splitsen, elk met een eigen variatiekromme. Hier dus, evenals in de proeven van de vorige onderzoekers een vermoedelijke erfelijke wijziging, hoewel geen nieuwe chromatine in de cel was gebracht — want, hoezeer de omwenteling in de cel bij de *endomixis* op die der conjugatie lijkt, juist het essentieele verschil is hierin gelegen, dat menging van genen van verschillende herkomst achterwege blijft.

Dat men in de natuur en ook gewoonlijk in het laboratorium niets van dit ontstaan der nieuwe clonen bemerkt, wijt ERDMANN aan de levensomstandigheden, die zelf zulk een machtigen invloed op de variabiliteit dezer eencelligen hebben en die tenslotte alleen het ras laten voortbestaan, dat zich het snelst aan die omstandigheden heeft aangepast.

In hoeverre ook hij ERDMANN's proeven selectie van de kortere individuen der lange clone weer tot de oorspronkelijke clone leidt, zooals dit bij MIDDLETON's onderzoek, gelijk wij zagen, het geval was en in hoeverre dus de kritiek van MORGAN ook hier toepasselijk zou zijn, is niet nagegaan. Moet nu het helder inzicht ons door JOHANSEN juist in dit eertijds donker gebied der erfelijkheidsleer gegeven, weer opnieuw verduisterd worden? Belangrijk in dit opzicht blijft de vraag, of inderdaad een genotypische wijziging door de endomixis heeft plaats gehad, of slechts een omwenteling in de cel, waardoor de genen ongelijk op de latere klievingshelften worden verspreid; of dat de genen in de deelingshelften overeenkomstig zijn gebleven, doch een niet volkomen gelijke verdeling van het cellichaam met zijn vegetatieve differentiaties is geschied zonder dat nochtans de genetische kern werd aangetast.

Bij de beschouwing der besproken onderzoekingen zal men het meest geneigd zijn tot de beide laatste moeilijkheden. Noch de proeven van JENNINGS en zijn leerlingen, noch die van ERDMANN noodzaken ons voorshands de begrippen omtrent genotypus en phaenotypus van JOHANSEN prijs te geven, het bouwwerk, dat in zijn val eenige grondbeginselen der moderne erfelijkheidsleer zou medesleepen.

M. A. v. HERWERDEN.

CASTLE, W. E., 1919. Studies of heredity in rabbits, rats and mice. (Public. Carnegie Inst. Washington. 288. 56 pp. 3 pl.)

Deze nieuwste publicatie van den bekenden Amerikaanschen onderzoeker bevat drie verhandelingen, waarvan de eerste loopt over verdere onderzoekingen aangaande de modificeerbaarheid van de typische huidteekening der kap-ratten. Door kruising van extreme vormen, welke CASTLE na plus- en minus-selectie uit zijn fokfamilies verkregen had, met wildkleurige, werd het effect der selectie zoo sterk te niet gedaan, dat CASTLE tot de uitspraak gedwongen wordt: „This shows, contrary to my earlier opinion, that what has really happened in the case of the selected races was more largely due to residual heredity than to any change in the gene for the hooded character itself. My critics have been wrong when they insisted

that selection could not change racial characters that mendelize, and change them permanently, and when on this ground they denied to gradual change through selection an important part in the evolution of characters and thus of races. But my critics have been right when they insisted that evidence is wanting that change in single genes occurs other than spontaneously, uninfluenced by systematic selection." Dat is een zoo ruiterlijke bekentenis van de zwakheid van zijn vroeger standpunt, dat we deze wel waardeeren moeten, en CASTLE's werk hierom alleen reeds de moeite van het kennismaken waard is.

Het tweede gedeelte behandelt de erfelijkheid van witbontheid bij konijnen speciaal met het oog op gameten-onzuiverheid. CASTLE gebruikte bij deze proeven Hollandsche en Engelsche bonte konijnen: Hollandsche met zwarte ooren, verbonden met zwart voorlijf, alleen het snuitje wit en zwart achterlijf met witte pootjes en Engelsche met zwarte ooren en onregelmatig verspreide zwarte vlekken. Wat het eerste ras aangaat, meent CASTLE vier typen te kunnen onderscheiden, die als zgn. „multiple allelomorphs" zouden samenhooren: wit-Hollandsch, donker-Hollandsch, tan-Hollandsch en eenkleurig. Hiervan is wit-Hollandsch als type opvallend wit, met slechts een kleine zwarte vlek rond de oogen, een zwart staartje en enkele kleine vlekjes op het achterlijf; donker-Hollandsch is het type met zwart achterlijf, witte pootjes, wit laken (als bij lakenvelder koeien), zwarte kop en ooren en wit snuitje. Tan-Hollandsch verschilt van dit laatste niet alleen door de haarkleur, die bruin is, maar ook is het laken smaller, de witte vlek op het snuitje veel grooter. Eenkleurig domineert over alle drie, zoodat de echte Hollanderteekening recessief is.

De Engelsche teekening is dominant over eenkleurig; terwijl paringen Engelsch  $\times$  Engelsch vaak eenkleurige jongen gaven, waren deze eenkleurige jongen onderling gepaard zuiver voor eenkleurigheid. Overigens leidden hem zijn selectie-proeven voor licht of donker type tot dezelfde conclusie, als die met ratten, nl. dat „the single characters which serve to identify our domestic races of animals and which give value to them, even though they conform with every criterion of unifactorial Mendelian heredity in transmission, do nevertheless vary through minute gradations." Ook hier laat CASTLE zijn meening omtrent veranderlijkheid van genen



tengevolge van kruising of van selectie, vallen; deze veranderlijkheid is z. i. niet te bewijzen of te weerleggen. Maar hij handhaaft de mogelijkheid, dat „unit-characters are frequently greatly modified by crosses, but also that they can be modified by selection alone unattended by crossing.”

De verhouding tusschen de Hollandsche en de Engelsche teekening wordt nu ook nagegaan; waar het Hollandsche type door een gebrek aan pigmentvorming, het Engelsche door een onderdrukking van pigmentvorming schijnt te worden te voorschijn geropen, moet de kruising dier beide wel belangrijk lijken. CASTLE's resultaten geven nu twee mogelijkheden: of het Hollandsche en Engelsche gedragen zich als gewone allelomorphe eigenschappen, of ze zijn in zeer sterke mate gekoppeld. Immers uit die kruising kwam in de  $F_2$ -generatie weer alleen Engelsch en Hollandsch te voorschijn; geen andere vormen, waarin bijv. noch de Engelsche, noch de Hollandsche factor aanwezig waren, werden in de  $F_2$  gevonden. Dus is de kruising een monohybride, en moet nog tusschen beide genoemde mogelijkheden beslist worden. Bovendien leidt CASTLE uit deze kruising, die tusschen een donker Engelsch en een wit-Hollandsch konijn plaats had, af, dat de daaruit afsplitsende Engelsche en Hollandsche konijnen ontstaan waren uit gameten, waarin beide factoren elkaar beïnvloed hadden: alle uitmendelende Engelsche dieren waren lichter, alle Hollandsche  $F_2$ -dieren donkerder dan de beide ouders. Deze wederkeerige invloed wordt dan weer aan „residual heredity” toegeschreven.

De derde verhandeling in dezen bundel bespreekt waarnemingen over het voorkomen van koppeling bij ratten en muizen. In een vorige publicatie had CASTLE een koppeling kunnen aantonen tusschen de eigenschappen voor rood oogig-geelharig en voor „pink”-oogig-geelharig. Samen gekruist gaven deze ratten een  $F_1$  van zwart oogige, grijs harige dieren; uit deze  $F_1$  kon een  $F_2$  gefokt worden, waarin 18.5% „crossovers” voorkwamen. De crossingover-intensiteit werd nu in nieuwe onderzoekingen bepaald op gemiddeld 18.3%, gebaseerd op een onderzoek van 4746 individuen. Dan wordt de vraag onder de oogen gezien, of deze koppeling in mannelijke dieren even groot is als in vrouwelijke. Dit schijnt het geval te zijn: in parallelproeven gaven  $F_1$ -wijfjes 19.3% crossovers, en  $F_1$ -mannetjes 19.4%. Invloed van levensomstandigheden,

leeftijd en dergelijke op het percentage crossovers werd niet waargenomen. Verdere onderzoekingen liepen over koppeling tusschen den factor voor albinisme en die voor roodoogig-geelharig en pinkoogig-geelharig. Naast de bovengenoemde koppeling tusschen roodoogig-geelharig en pinkoogig-geelharig, welker intensiteit dus bepaald werd op 31.7 (= 50—18.3), werd een koppeling waargenomen tusschen albinisme en pinkoogig-geelharig, van 28.9, terwijl die tusschen albinisme en roodoogig-geelharig veel sterker was; het percentage der crossovers bedroeg hier waarschijnlijk minder dan 1, de koppelingsintensiteit dus tusschen 49 en 50. Ten slotte werd de koppeling bij muizen tusschen pinkoogig-geelharig en albinisme bepaald op 36, waar 14% crossovers optraden.

SIRKS.

CHAMBERS, R., 1917. The visible Structure of Cell Protoplasm and Death Changes. (The American Journal of Physiology. vol. 43. p. 1.)

De moderne cytoloog ziet in, dat de bestudeering van gefixeerd materiaal het inzicht in den fijneren bouw van het protoplasma niet verbeteren kan en is weer vernieuwde aandacht aan de levende cel gaan schenken. De merkwaardige, soms plotselinge overgangen van den vasten in den vloeibaren vorm, waarvan de omkeerbaarheid door de kennis der colloïdchemie verduidelijkt wordt, zijn onlangs door R. CHAMBERS bij eieren van zeeappels en insecten en bij infusoria proefondervindelijk bestudeerd.

CHAMBERS heeft bij zijn onderzoek gebruik gemaakt van een door M. A. BARBER beschreven micropipet, waarmede onder het microscoop de cel wordt aangestoken, doorsneden, of waarmede onder druk stoffen in het cellichaam worden gespoten, met andere woorden een *intracellulaire* injectie wordt toegepast. Bij deze proeven bleek de eicel uit een vloeibaren inhoud met korrels en een zeer rekbaar elastisch ektoplasma, dat in geltoestand verkeert, te bestaan. Wordt de cel doorgesneden of beschadigd, dan vloeit de inhoud, die behalve de fijne korrels, met water mengbaar is, uit — tenzij er tengevolge der beschadiging bijtijds een locale overgang van den sol- in den geltoestand heeft plaats gehad. Bij zulk een mis-

handeling vertoont het celplasma een zure reactie (rosa verkleuring bij behandeling met neutraalrood). De kern van het onrijpe ei heeft een vloeibaren inhoud met een eigen membraan. Wordt deze kern met de pipet aangestoken, zoodat haar inhoud uitvloeit in het onrijpe celplasma, dan heeft dit schadelijke gevolgen. Het gelukte CHAMBERS den inhoud van de aangestoken kern in het pipetje op te zuigen en in een tweede onrijpe eicel over te brengen, hetgeen eveneens vergiftig werkte. De kern van het gerijpte zeeappel-ei kon daarentegen aangestoken worden of doorgesneden en weer vervloeien tot één geheel zonder dat de bevruchting en de latere klieving door deze behandeling behoeven te lijden.

Spuijt men stoffen in de cel, dan kunnen deze zich in het celplasma verspreiden, doch bij sterken mechanischen druk vormt zich vaak terstond een gelatineuse laag rondom de ingespoten druppel, die de verspreiding tegenhoudt. Deze nieuwe, uit aanvankelijk vloeibaar protoplasma gevormde membraan blijkt semipermeable eigenschappen te hebben, want bij inspuiten van hypertonische oplossing heeft een vergrooting, bij inspuiting van hypotonische oplossing een verkleining der vacuole plaats.

In tegenstelling met het protoplasma van eicellen en infusoria schijnt bij verscheidene volwassen celsoorten, met name bij spiercel en zenuwcel het cytoplasma in hoofdzaak in een geltoestand te verkeerden. De leucocyten echter komen, wat den aard van het protoplasma betreft, in tal van eigenschappen met de eicellen overeen.

Heeft bij de fixatie de overgang in geltoestand plotseling plaats (die in dit geval natuurlijk *onomkeerbaar* is), dan blijven de korrels in het celplasma in situ; geschiedt dit daarentegen langzamer, dan kunnen vóór dien overgang vloeistofstroomden in het aangetaste celplasma tal van kunstproducten veroorzaken. De aanvankelijk regelmatig verspreide korrels in de eicel worden dan lokaal opgehoopt en vormen de zoogenaamde „chromidiën”, aan welker beteekenis men in de cytologische literatuur zooveel speculatieve beschouwingen heeft gewijd.

M. A. VAN HERWERDEN.

COLLINS, E. J. 1919. Sex segregation in the Bryophyta. (Journ. of Gen. Vol. 8. pg 139—146. 1 pl. 5. schema's )

Het artikel behandelt de vraag, op welk punt in de ontwikkeling der mossen de splitsing der geslachten plaats vindt. EL. et EM. MARCHAL meenden, dat dit gebeurde bij de reductiedeeling en het onderzoek van DOUIN, verricht aan de *Sphaerocarpus terrestris* en van ALLEN aan *Sphaerocarpus Donelli*, steunden deze opvatting. In tegenspraak ermee was, dat, bij het onderzoek der MARCHALS, bij apospore ontwikkeling van sporophytisch ( $2n$ -) weefsel niet slechts hermaphrodiete takken zich ontwikkelden, maar hoofdzakelijk manlijke.

Daartegenover staat de mogelijkheid, waarop de schrijver wijst, dat een differentiatie van sporophytisch weefsel, welke de sporophyt in zekeren zin éénhuizig maakt, beter verklaring geeft

COLLINS zelf onderzocht (bij het nagaan der beste cultuurcondities voor mossen) *Funaria hygrometrica*, een mos, dat door sommige onderzoekers voor éénhuizig, door andere voor tweehuizig wordt gehouden. Hij maakte culturen van *Antheridia* (I), van *perigoonblaadjes* (II), en van sporen van een enkel rijp *sporogonium* (III). Uit I en II kwamen enkel ♂, uit III éénhuizige planten.

Aanvullende proeven worden genomen.

Daar echter de geheele gametophyt haploïd is, krijgen we bij de éénhuizige mossen het interessante gegeven, dat in haploïd weefsel een vegetatieve splitsing in beide geslachten plaats vindt. Het moment dezer splitsing is echter weinig gefixeerd. Normaal staat de vrouwlijke tak lateraal aan de manlijke. EL. et EM. MARCHAL vonden, dat ♂ en ♀ takken direct uit het protonema kunnen voortkomen. Het punt der splitsing zou zoo ver teruggedrongen kunnen worden, dat het in de sporogenese valt. Daarmee is het mos dan tweehuizig. Eventueel kan dan de splitsing nog verder verschoven worden en in het sporophytisch weefsel plaats grijpen.

H. N. KOOIMAN.

DAHLGREN, K. V. OSSIAN, 1919. Erblchkeitsversuche mit mit einer dekandrischen *Capsella bursa pastoris*. (L). (Svensk botanisk Tidskrift. XIII. p. 48—60).

Apetalie kan bij *Capsella Bursa Pastoris* door verschillende oorzaken te voorschijn gebracht worden: soms vindt men in een overigens normale bloeiwijze als modificaties apetale bloemen, in andere gevallen echter schijnt apetalie erfelijke eigenschap te zijn, en zijn de volkomen apetale planten in dit opzicht constant. Dan zijn zeer vaak in plaats van zes, tien meeldraden voorhanden, m. a. w. de vier kroonbladeren zijn vervangen door vier extra-meeldraden. Met deze erfelijke *apetala*-vorm heeft DAHLGREN proefnemingen verricht, om de eigenschap die daaraan ten grondslag ligt, te toetsen. Hij heeft ze daartoe met normale soorten gekruist, nl. met *Capsella collina*, *C. emarginata* en *C. Heegeri*. De  $F_1$ -generaties hadden zeer kleine kroonblaadjes en overgangsvormen tusschen kroonblaadjes en meeldraden op de plaatsen der extra-meeldraden; de  $F_2$  generaties bestonden uit 3 typen: echte normale petale vormen, zuiver dekandrische apetale individuen en planten als de  $F_1$ -planten. Beide laatste groepen waren moeilijk te onderscheiden, daarom werden ze samengeteld, zoodat schrijver een splitsing waarnam in de kruising *C. apetala* ♀  $\times$  *emarginata* ♂ van 150:56, in *emarginata* ♀  $\times$  *apetala* ♂ 746:298, in *apetala* ♀  $\times$  *collina* ♂ 106:40, in *Heegeri* ♀  $\times$  *apetala* ♂ 1208:443, dus in alle gevallen een splitsing van 3:1. De laatste kruising had echter dubbele beteekenis, omdat hier ook de vruchtvorm splitste, waarvoor SHULL een „duplicate factor” (15:1) aanneemt. Enkele jaren geleden meende DAHLGREN een splitsing 4.18:1, dus waarschijnlijk monohybride, te kunnen waarnemen; thans komt hij tot dezelfde conclusie als SHULL, waar hij ten opzichte van den vruchtvorm een splitsing van 394:17, dus 15.34:0.66 vindt. Dit te weinig aan *Heegeri*-vormen kan wellicht verklaard worden uit het feit, dat deze vaak langzamer groeien dan normale en dus meer gevoelig zijn voor ziekten. De bastaard *Heegeri*  $\times$  *apetala* is dus een trihybride, die splitste naar 298:96:14:3 (theoretisch 45:15:3:1).

Pogingen tot bastaardeering van *Capsella grandiflora* Boiss. met andere soorten zijn niet gelukt, al schijnen de hybriden spontaan voor te komen.

FEENSTRA-SLUITER, C., 1919. Waarnemingen en beschouwingen over bloei, bevruchting en zaadvorming bij *Cinchona Ledgeriana* Moens. (Meded. Kinaproefstation. VI. Bandoeng 1919. 35pp. 20 fig. 4 foto's).

Als inleiding tot selectieonderzoekingen inzake kina, heeft mevrouw FEENSTRA-SLUITER waarnemingen verricht over de daartoe behorende processen: bloei, bestuiving en vruchtzetting. De resultaten daarvan worden in de hier vermelde bijdrage gepubliceerd, waarin uit den aard der zaak nog niet veel vermeld is, dat direct met erfelijkheid te maken heeft: van belang is de mededeeling omtrent zelfonbevruchtbaarheid (zelfsteriliteit), nl. dat er individueele verschillen bestaan binnen de „soort” *Cinchona Ledgeriana*, uiterlijk niet te herkennen, die graden van zelf- en kruissteriliteit doen ontstaan. Op grond daarvan is dus niet elke illegitieme bevruchting af te keuren en evenmin elke legitieme goed te keuren. Daarmee is weer een geval gevonden van het in het plantenrijk zoo belangrijke verschijnsel van zelfonbevruchtbaarheid, waaraan zeker een erfelijke eigenschap, in welke vorm dan ook, ten grondslag ligt.

SIRKS.

FRUWIRTH, C., 1918. Die Umzüchtung von Wintergetreide in Sommergetreide. (Zschr. f. Pflanzenz. Bd. VI. p. 1—46.)

Voor het in aar schieten van echte wintergranen blijkt noodig te zijn, dat het zaad gedurende zekeren, vrij langen tijd aan een temperatuur is blootgesteld, die belangrijk lager is dan de later inwerkende. Vorst is niet noodig, noch voor, noch na de kieming. Voorjaarszaai tot einde Februari is daarom in Midden-Europa nog doenlijk met groote kans op goede resultaten.

Verschillende rassen zijn „Wechselgetreide”, d. w. z. ze kunnen zoowel als winter- als zomerkoren worden gebruikt en bezitten dus zoowel de eigenschap van winterhardheid als van snel in aar te schieten.

Zulke rassen zijn:

Roter Schlanstedter Sommerweizen = Bordeauxweizen (gekweekt als winterkoren,)

v. LOCHOW's Petkuser Sommerroggen,

**Sächsische Erzgebirgsroggen.**

Alle in Europa verbouwde wintergerstvormen zijn „Wechselgetreide.” Het omkweken van Winterkoorn in Zomerkorn is vermoedelijk niet geleidelijk, door gebruik te maken van fluctuaties, mogelijk. Slechts wanneer we met een mengsel van verschillende genotypen te doen hebben, is dit door selectie mogelijk. Bij zelfbestuivers als tarwe zal dit niet steeds, doch wel vaak mogelijk zijn; bij kruisbestuivers als rogge bijna steeds. Overigens zou kruising tusschen zomerras en winterras tot resultaat kunnen voeren.

H. N. KOOIMAN.

FRUWIRTH, C, 1919. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Vierter Band. Die Züchtung der vier Hauptgetreidearten und der Zuckerrübe. Dritte Auflage von C. FRUWIRTH, TH. ROEMER und E. VON TSCHERMAK. (Berlin, P. Parey, 1919, 504 pp. 41 fig.).

Opnieuw is van een der vijf deelen, waaruit FRUWIRTH's Handbuch bestaat, een nieuwe druk noodig geworden; het vierde deel waarin de vier belangrijkste graansoorten en de suikerbieten behandeld worden, ligt thans in derden druk voor ons. En wederom is daarmee het bewijs geleverd van de bruikbaarheid, die het werk bezit, en van het welkome van zijn verschijning.

Een algemeene inleiding over de graansoorten gaat vooraf: op systematische wijze worden achtereenvolgens besproken: de processen van bloei, bestuiving en bevruchting door FRUWIRTH, correlaties door TSCHERMAK, de techniek der veredeling (als onderdeelen: Veredlungszüchtung en Züchtung durch Auslese van spontanen Variationen, Formenkreistrennung und Auslese von Missbildungen) in al zijn bijzonderheden weer door FRUWIRTH, terwijl TSCHERMAK sluit met een bespreking der bastaardeering: techniek en bereikte resultaten. Daarna volgt een behandeling der vier graansoorten ieder op zichzelf; in hoofdzaak worden hier dezelfde lijnen gevolgd als in de algemeene inleiding, telkens weer door FRUWIRTH en TSCHERMAK.

Daartegenover is het hoofdstuk over de suikerbiet, welke vroeger grootendeels door BRIEM en VON PROSKOWETZ bewerkt was, thans van de hand van ROEMER; alleen de korte beschrijvingen van

bloei en bevruchting zijn ook hier van FRUWIRTH en de weinige resultaten van bastaardeeringswerk van TSCHERMAK.

Verdere aanbeveling van het thans algemeen bekende en gewaardeerde werk zal wel niet noodig zijn.

SIRKS

FRUWIRTH, C., 1919. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Band III. Die Züchtung von Kartoffel, Erdbirne, Lein, Hanf, Tabak, Hopfen, Buchweizen, Hülsenfruchtern und kleeartigen Futterpflanzen (Dritte Auflage. Berlin, P. PAREY, 1919. 240 pp. 45 fig.)

Het verschijnen van dezen band verdient een gelukwensch aan den auctor intellectualis, prof. FRUWIRTH, die hiermede zijn geheele werk (afgezien dan van den vijfden band, die de tropische cultuurgewassen behandelt en eigenlijk meer een aanhangsel vormt) in nieuwen druk, en wel de derde voor zich ziet. Na de vorige aankondigingen behoeft dit deel wel niet speciaal meer geprezen te worden; vergeleken bij den vorigen druk is er voornamelijk ten opzichte van de aardappel, verder ook over vlas, hop en tabak nogal wat omgewerkt. Nieuw opgenomen is een behandeling van de sojaboon; of deze nieuweling een blijvende plaats zal innemen?

SIRKS.

GOLDSCHMIDT, R., 1919. Intersexualität und Geschlechtsbestimmung. (Biologisches Centralblatt, Bd. 39, p. 498)

Na kruisingsproeven op uitgebreide schaal bij *Lymantria dispar* is GOLDSCHMIDT tot een bevestiging gekomen van zijn veronderstelling, dat in elk individu de aanleg van beide seksen aanwezig is, doch dat deze voor elk geslacht een zeer bepaalde waarde vertegenwoordigt, zoodat het slechts van de verhouding dezer waarden afhangt welk geslacht tot uiting komt. Uit vroegere onderzoekingen was reeds bekend, dat bij kruising van een Japansch en een Europeesch ras van *Lymantria*, deze verhouding zeer verschillend uit kon vallen. Overschrijdt ze een zeker minimum dan komt een normaal wijfje of mannetje tot ontwikkeling; is het ver-

Genetica II.



schil geringer dan ontstaan verschillende graden van z.g. *intersexes*; wat de vrouwelijke intersexes betreft, beginnend met wijfjes, die naast haar volkomen vrouwelijke slechts een enkel mannelijk kenmerk vertoonen, namelijk gevederde antennae; dan wijfjes met mannelijke vleugels, met mannelijk achterlijf en copulatie-orgaan, ten slotte met volkomen mannelijke instincten en een overgang van eierstok in een duidelijken testikel. Bij de kruising der rassen kan men, wat de geslachtsfactoren betreft, een onderscheid maken tusschen sterke en zwakke rassen. Eieren van een zwak ras met sperma van een sterk ras bevrucht, leveren normale mannetjes, doch intersexueele wijfjes. Eieren van een sterk ras met sperma van een zwak ras bevrucht, daarentegen normale wijfjes en intersexueele mannetjes. Onder elkaar voortgeplant levert elk ras alleen normale mannelijke en vrouwelijke individuen.

Bij vlinders is het mannetje homo-, het wijfje heterozygoot, wat het geslacht betreft. De voorstelling, reeds vroeger door GOLDSCHMIDT ontwikkeld, die steun schijnt te krijgen door zijn proeven der laatste jaren, is, dat in het x-chromosoom een geslachtsfactor zetelt, die op de wijze van een enzym de mannelijke eigenschappen in het organisme tot ontwikkeling brengt, terwijl een overeenkomstige factor in het vrouwelijk geslacht door het eiplasma of wellicht door een ander chromosoom wordt overgedragen. Het ei, dat vóór de bevruchting een x-chromosoom heeft en dat zich na de bevruchting dus met 2 x-chromosomen zal ontwikkelen, wordt tot mannelijk individu; het ei, dat vóór de bevruchting het x-chromosoom mist, ontwikkelt zich met één x-chromosoom, dat een geslachtsfactor in het ei brengt, die normaal een geringer potentie heeft dan die welke reeds in het ei zelf was neergelegd, zoodat er steeds met één x-element een wijfje moet ontstaan. Bij de kruisingsproeven tusschen zwakke en sterke rassen kan het echter gebeuren dat deze normale verhouding verbroken wordt, in welk geval de bovengenoemde verschillende graden van intersexes ontstaan.

De graad van intersexualiteit is nu alleen hiervan afhankelijk op welk tijdstip in de embryonale ontwikkeling als het ware het draaipunt van vrouwelijke naar mannelijke overheersching valt. Een enkel voorbeeld moge dit toelichten:

Een mannelijk kenmerk van *Lymantria* is de gevederde antenna;

deze ontstaat in de rustende pop vóór dat de chitinevorming plaats heeft. Wanneer dus bij een wijfje intersexes ontstaan, zich alleen onderscheidend door gevederde antennae, is men instaat het oogenblik te bepalen dat de mannelijke factor over de vrouwelijke overheerschend is geworden en dit geldt voor alle verschillende geslachtskenmerken. Geschiedt deze omslag zeer vroeg in het popstadium, zoodat b v. het vrouwelijk geslachtsorgaan nog vatbaar voor resorptie is, dan is zelfs nog een wijziging tot mannelijk geslachtsorgaan mogelijk. Hoe vroeger de omslag geschiedt, hoe sterker dus de graad der intersexualiteit. Men heeft hier te doen met een bepaald reactieverloop, dat bij de vrouwelijke intersexes op een gegeven moment door een overheersching van het mannelijk element wordt gestuit. Deze quantitative verhoudingen, welke door de kruisingsproeven bij *Lymantria* aan het licht komen, wekken volgens GOLDSCHMIDT het vermoeden, dat bij de normale geslachtsbepaling enzymen werkzaam zijn, die de geslachtelijke differentiatie beheerschen.

Wie niet door GOLDSCHMIDT's overtuiging, dat het geslachtsprobleem de oplossing nader wordt meegesleept, zal inzien, dat er nog veel hypothesen ter verklaring van dit belangwekkend onderzoek worden aangevoerd.

M. A. VAN HERWERDEN.

HARLAND, S. C., 1919. Inheritance of certain characters in the cowpea (*Vigna sinensis*) (Journal of Gen. Vol. 8. pag. 101—132. 1 fig.)

*Vigna sinensis* werd door den schrijver onderzocht op de erfelijkheid van bloemkleur, gevlektheid en kleur van het vlekpatroon der zaadhuid. Voor de verschillende typen van gevlektheid, zie de figuur.

De aanwezigheid van volgende factoren neemt hij aan ter verklaring der feiten:

L. doet bleke bloemkleur optreden (vlag bijna wit, zwaarden zwak violet, kiel wit), zaden zijn „Small eye” of „Holstein eye”. D. werkt alleen op L in De bloemkleur wordt donkerder rood violet. „Small eye” wordt „Watson eye”, „Holstein eye” wordt effen gekleurd.

Twee factoren  $H_1$  en  $H_2$  bepalen elk afzonderlijk het verschil tusschen „Small eye” en „Holstein eye”.

Large eye komt in zijn proeven slechts voor als „large eye spotted” en is de heterozygoot „tusschen „Holstein” en „Small eye”

De genetische formules, welke den aard van samenhang der typen aanduiden zijn dus:

1. Small eye LL dd.  $h_1 h_1 h_2 h_2$ .
2. Holstein eye LL dd.  $H_1 H_1 H_2 H_2$  (of . . . .  $H H_1 h_2 h_2$  of . . . .  $h_1 h_1 H_2 H_2$ ).
3. Watson eye LL DD  $h_1 h_1 h_2 h_2$ .
4. effen gekleurd LL DD  $H_1 H_1 H_2 H_2$  (of . . . .  $H_1 H_1 h_2 h_2$  of . . . .  $h_1 h_1 H_2 H_2$ ).

Bij ontbreken van L zijn de zaden wit of crème en heeft de



bloem hoogstens een zeer bleek violette tint.

Voor zaadkleur is de eenvoudigst beschrevene rood. We kunnen dus zeggen L (zie boven) bewerkt het optreden van rood.

M zet deze kleur om in kastanjebruin (LM), N in bruin (zoo-wel LN als LMN).

Onafhankelijk van elkander zijn de volgende factoren:

L en D, D en  $H_1$ , D en  $H_2$ ,  $H_1$  en  $H_2$ , M en N.

Er valt hier op te merken, dat het niet geheel zeker is, dat twee factoren  $H_1$  en  $H_2$  het verschil tusschen „Small eye” en „Holstein eye” bepalen. Ook volgens den schrijver is op dit punt veel duister.

De behandeling der cijfers is niet zeer goed; de schrijver drukt zijn experimenteele verhoudingen uit op de wijze, waartegen zoo veel gewaarschuwd is, b.v. 2,6:1, inplaats van ervoor te zorgen, dat de som der verhoudingscijfers, gelijk is aan de som der theoretische verhoudingscijfers. Overigens is aan te merken, dat de schrijver voor eenzelfde factor de letterteekens W en D gebruikt, wat zeer verwarrend is. Interessant is vooral, dat hier de zaden met witte zaadhuid zeer verschillende genetische formules kunnen hebben (de grondfactor voor kleur is L) evenals dit bij *Phaseolus* het geval is.

H. N. KOOIMAN.

HARTMANN, O., 1919. Über das Verhalten der Zell-, Kern-, und Nucleolengrösse und ihrer gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren während des Wachstums, des Generations-cyclus und unter dem Einfluss äusserer Faktoren. Eine zellphysiologische Studie. (Arch. f. Zellforschung Bd. XV, 1919 p. 1).

Bij *Cladoceren* komen in den darm na de embryonale ontwikkeling geen celdeelingen meer voor. Bij den groei van het dier nemen de cellen in omvang toe. De vrij gemakkelijk meetbare darmcel (bij *Bosmina* in het levende dier, bij *Sida* en *Daphnia* in microscopische doorsnede) kon worden gebruikt om de verhoudingen tusschen cel en kern in verschillende levensperioden van het individu en van den stam en onder verschillende uitwendige invloeden te bestudeeren. In een uitvoerige studie heeft O. HARTMANN deze ingewikkelde verhoudingen nagegaan, welke hem van morphologische gegevens leiden tot beschouwingen op physiologisch gebied.

Het quotiënt  $\frac{k}{p}$ , den cytoloog welbekend sedert de onderzoe-  
kingen van RICHARD HERTWIG en leerlingen (de verhouding tus-  
schen kern en celplasma) wordt door HARTMANN in scherper om-  
lijnden vorm gebruikt dan door zijn voorgangers. Hij onderscheidt  
de verhouding  $\frac{r^2}{R^2} = \frac{\text{oppervlakte kern}}{\text{oppervlakte cel}}$  (waarbij  $r$  en  $R$  de respec-  
tieve radii voorstellen);  $\frac{r^3}{R^3} = \frac{\text{volume kern}}{\text{volume cel}}$  en  $\frac{r^3}{R^2} = \frac{\text{volume}}{\text{oppervlakte}}$   
 $\frac{\text{kern}}{\text{vlakte cel}}$  tegenover  $\frac{r^2}{R^3} = \frac{\text{oppervlakte kern}}{\text{volume cel}}$ . De wisseling dezer  
waarden wordt bestudeerd tijdens den groei en tijdens depressie.  
Het laatstgenoemde quotiënt is een maatstaf voor de *intracellulaire*  
stofwisseling der cel; het voorafgaande daarentegen voor het ver-  
band der cel met de omringende elementen, dus met de omgeving.  
Gaat men nu van de geboorte af bij deze *Cladoceren* de waarde  
der quotiënten na in een bepaald gebied van den darm, dan blijkt  
 $\frac{k}{p}$  langzamerhand af te nemen Hoog  $\frac{k}{p}$  is over het algemeen ty-  
peerend voor de jeugd, lage voor den ouderdom. Met name  $\frac{r^2}{R^3}$   
neemt met den leeftijd af, zoodat er een te groote hoeveelheid

celplasma in verhouding tot de kernoppervlakte ontstaat; en als gevolg hiervan, een vermindering der stofwisseling, die onherroepelijk tot den ondergang der cel moet leiden; een ondergang, welke door cellen met deelingsvermogen tijdelijk wordt verschoven, en alleen bij het ééncellige wezen door zijn vermogen tot herstel, dank zij een grondige omwenteling in de cel zelf (endomixis der *Infusoria*), kan worden voorkomen.

Gaat men den invloed der temperatuur op de darmcellen van *Cladoceren* na, dan ziet men dat  $\frac{k}{p}$  stijgt en valt in omgekeerde verhouding met de temperatuur. Terwijl  $\frac{r^2}{R^3}$  weinig verandering door de temperatuur ondergaat, is het vooral het quotiënt  $\frac{r^3}{R^2}$ , dus het vermogen der cel tot uitwisseling van stoffen met de omgeving (waarvoor dit quotiënt een maatstaf is) dat gewijzigd wordt. Met verhooging der temperatuur stijgt  $\frac{r^3}{R^2}$ ; de celoppervlakte, betrekking hebbend op een volume-eenheid van de kern neemt dus af, waardoor de stofwisseling ten opzichte van de omgeving ongunstiger wordt. Terwijl onder gelijke levensomstandigheden de nucleolus in de kern van den embryonalen toestand af in omvang vermindert, ziet men dat ook de temperatuursverhoging een verkleinenden invloed op dit lichaam heeft.

Mocht men geneigd zijn de verhouding tusschen  $k$ . en  $p$ . als absolute maatstaf voor den leeftijd der cel te beschouwen, dan zou de bestudeering der depressie-verschijnselen bij *Cladoceren*, welke gedeeltelijk door uitwendige, doch ook zonder twijfel voor een deel in den stam door inwendige oorzaken worden opgewekt, reeds op de onjuistheid van zulk een opvatting wijzen. In de depressie wijzigd zich het quotiënt  $\frac{k}{p}$  ten gunste van de kern, zoodat men bij oude dieren in depressie — wat dit quotiënt betreft —, verhoudingen krijgt als in de jeugd. Hieruit blijkt reeds, dat deze studie van meetbare verhoudingen, al licht ze hier en daar de sluier op, nog geenszins het inwendige gebeuren in de cel openbaart; want depressie is allermint een verjongingsproces. Wel echter toont de verhoging van het quotiënt in tegenstelling met de verlaging bij ouderdom

aan, dat ouderdoms- en depressieverschijnselen — mogen ze uitwendig soms op elkaar gelijken — volstrekt niet hetzelfde zijn.

Aan de vraag, of evenwichtsverschuiving in de verhouding van grootte tusschen cel en kern, welke door uitwendige invloeden zijn verwekt, gestabiliseerd kunnen worden, zoodat ze ook na het wegvallen dezer invloeden blijven voortbestaan, worden eenige bladzijden door HARTMANN gewijd. En tevens wordt een tweede vraag, die eigenlijk het alternatief der eerste is, onder de oogen gezien, namelijk deze, of door langdurig aanhouden derzelfde omstandigheden — dank zij de elasticiteit der levende stof — nog tijdens deze periode het quotiënt weer tot de normale aanvankelijke verhoudingen terugkeeren kan. Deze vragen zijn belangrijk in verband met het vraagstuk der temporaal-variatie der *Cladoceren*. Hierbij wordt gewezen op de mogelijkheid, dat door langdurige wijziging der temperatuur ook tevens de *qualitatieve* verhoudingen tusschen kern en celplasma kunnen gewijzigd worden, waardoor, wat de stofwisseling betreft, een geheel nieuw systeem van evenwichten geschapen wordt. In zulk een geval is het begrijpelijk, dat ook bij terugkeer der oorspronkelijke levensomstandigheden de eenmaal verkregen  $\frac{k}{p}$  gestabiliseerd is geworden.

Dergelijke belangwekkende, doch — de aard van het onderwerp brengt het mee — nog eenigzins tastende voorstellingen, zullen door HARTMANN in een opstel, dat in het Archiv. f. Entwicklungsmechanik verschijnen zal, nader worden uiteengezet.

M. A. v. HERWERDEN.

HOFSTEN, NILS VON, 1919. Ärft lighetslära. Föreläsningar vid Uppsala Universitet 1916—1917 med 191 illustrationer. (Stockholm P. A. Norstedt & Söners Förlag 1919, 506 pag. groot 8vo prijs 17 kr. 50 öre.)

De schrijver, die zelf geen onderzoekingen op het gebied van de erfelijkheid heeft verricht, staat misschien juist daardoor zoo helder neutraal tegenover de verschillende vraagstukken, als hij inderdaad doet. Want ofschoon wij in dit zeer lijvige boek alles vinden, wat in de bekende leerboeken van BAUR, JOHANNSEN, BATESON, CORRENS, GOLDSCHMIDT, LANG, HAECKER te lezen staat,

moet men niet meenen, dat het daarmee uit is. Ten eerste heeft VON HOFSTEN wel degelijk een eigen meening, die hij opgebouwd heeft door onpartijdig de verschillende publicaties aan zijn algemeen wetenschappelijk inzicht te toetsen, en ten tweede heeft hij, gedreven door de begeerte, zich geheel en al in te werken in het voor hem eerst vreemde gebied (maar waarover hij colleges moest geven), op allerlei punten de oorspronkelijke speciaal-literatuur bestudeerd. Het resultaat hiervan is, dat men telkens verrast wordt door de groote gedocumenteerdheid van zijn kennis. Zodoende krijgen ook de dingen, waar wij geneigd zijn overheen te lezen als oud nieuws, een zekere eigen frischheid.

De hoofdstukken zijn verdeeld in zes groepen: I. Fenotype en genotype, II. Bastardonderzoek (Mendelisme), III. Erfelijkheids-cytologie en overerving van het geslacht. IV. Ontstaan van nieuwe biotypen. V. De erfelijkheidsleer in de plantenteelt en dierenfokkerij. VI. De erfelijkheidsleer en de mensch. Ten slotte een zeer uitvoerige literatuurlijst en een volledig register.

TJEBBES.

---

LINT, G. M. DE, 1919. Over de verspreiding van *Eurytemora affinis* Poppe en *Eurytemora hirundoides* Nordquist in Nederland. (Mededeeling in het verslag der wetenschappelijke Vergadering van de Nederl. Dierk. Ver. van 29 Nov. 1919 gevolgd door opmerkingen door Mevrouw N. WIBAUT—ISEBREE MOENS).

Mejuffrouw DE LINT vond in het westen van ons land, waar beide *Copepoden*-soorten zeer algemeen voorkomen, in de meer zoete wateren *E. affinis*, in de meer brakke *E. hirundoides* en hiertusschen talrijke overgangen.

Het plankton van het Naardermeer gaf gelegenheid om iets meer van die tusschenvormen te weten te komen. Daar was nl in April 1918 *E. affinis* heel algemeen, terwijl zij in September vervangen was door *E. hirundoides*, tegelijkertijd was het meerwater veel brakker geworden. Dat brakker worden is een gevolg van het inlaten van zeewater ten einde de boezemwateren op peil te houden, die in den zomer meer verdampen dan door den neerslag gecompenseerd wordt. Geregeld planktonvisschen gaf nu het volgende resultaat omtrent den tijd van optreden der tusschenvormen.

Datum	<i>Eur. affinis</i>	<i>Eur. hirundoides</i>	Tusschenvormen.
23 Mei	100	0	0
27 Mei	53	28	19
30 Mei	18	55 $\frac{1}{2}$	25 $\frac{1}{2}$
16 Juni	0	88	12
10 Juli	0	100	0
31 Juli	0	100	0

De tusschenvormen zijn volgens de schrijfster waarschijnlijk bastaarden tusschen beide soorten; *E. hirundoides* wordt aangevoerd met zouter water uit de nabijheid der Zuiderzee of misschien uit de Zuiderzee zelf, doordat de saliniteit van het meerwater stijgt worden de levensvoorwaarden voor *hirundoides* gunstiger, terwijl die voor *affinis* zoodanig achteruitgaan dat deze het eerst en ten slotte ook de tusschenvormen verdrongen worden. Overal waar beide soorten naast elkaar voorkomen vond schrijfster tusschenvormen, wat zeer voor de bastaardnatuur van deze pleit. Zonderling schijnt het dat al die bastaarden ook verdrongen worden. Mevrouw WIBAUT—ISEBREE MOENS trekt dan ook uit door haar gedane waarnemingen in de grachten van Amsterdam en in het Y andere conclusies. De daar door haar in nagenoeg alle maanden van het jaar aangetroffen *Eurytemora*'s weken bijna altijd van het zuivere *affinis*-type af, zoodat zij aanvankelijk meende met een nog niet goed omschreven fluctuabiliteit dier soort te doen te hebben. Toen zij echter in de zomermaanden naast *E. „affinis”* goed herkenbare ♂ en ♀ van *E. hirundoides* aantrof, in die maanden zeker met het Zuiderzeewater meegekomen, was het duidelijk dat nagenoeg alle door haar vroeger waargenomen afwijkingen van het *affinistype* naar *hirundoides* wezen: de afwijkende lichaamsvorm, de geringere grootte, de andere bedoornig van de furca, de grootte en het aantal eieren enz., en besloot zij tot de bastaardnatuur der afwijkende vormen. Zij zegt:

„Ik heb echter de copulatie zelve niet gezien en ook nog geen kweekproeven in die richting genomen, het komt mij n.l. voor, dat de vermenging van *affinis*- met *hirundoides*- kenmerken in de grachten althans zóó herhaaldelijk heeft plaats gehad, dat van de zuivere soort, *E. affinis* geen sprake meer is. Wil men dus kruisingsproeven van *affinis* met *hirundoides* beginnen, dan kan men daarvoor het Amsterdamsche of het Open-IJ-Zuiderzeemateriaal niet



gebruiken dan na de proefdieren eerst op hun zuiverheid gekweekt te hebben. Een waarschuwing in die richting meen ik ook nog te moeten zien in het vinden van *Eurytemora* ♀ ♀, die in den vorm van het 5e beenpaar (V. B.), van het genitaaldekselfje en van den lichaamsomtrek eigenlijk volkomen overeenkomen met *Eurytemora lacustris*. Nu is deze soort in ons land nog nooit waargenomen en het heeft zeker ook aanvankelijk mij bevreemd, dat deze zoetwater-*Eurytemora* het eerst in brakwater gevonden werd. Intusschen heb ik gemeend dit optreden van *Eur. lacustris*, sporadisch en in enkele exemplaren, te moeten verklaren uit een vroegere vermenging van *Eur. affinis* met *Eur. lacustris*, onder welker onzuivere *affinis*-achtige nakomelingen van tijd tot tijd nog wel eens uiterlijk als zoodanig herkenbare *Eur. lacustris* voorkomt."

Mevrouw WIBAUT zegt dat zij, als dilettant op het gebied der experimenteele erfelijkheidsleer, huiverig was kweekproeven te beginnen, ik zou ten zeerste wenschen, dat zij die huiverigheid overwon, want zonder twijfel kunnen deze waarnemingen uitgangsmateriaal van *buitengewoon* belangrijke proeven worden, omtrent de gevolgen van kruising in de natuur. Mij is geen geval bekend, dat zooveel uitzicht op succes opent, als het onderhavige en de vraag wat eigenlijk met de kruisingeproducten van twee „soorten” in de *natuur* geschiedt, welke daar overleven, of er daarbij nieuwe constante „soorten” ontstaan en zoo ja hoe (b.v. door isolatie) is van overwegend belang. Ondergeteekende is huiverig om zich te begeven in eene waardeering van het reeds door Mevrouw WIBAUT gevondene, omdat hij zóó volslagen leek op dit gebied is, dat hij zelfs niet wist, dat *Eurytemora* een *Copepode* is, maar de mededeeling van de schrijfster, dat *E. lacustris* nog nooit in Nederland is aangetroffen, behalve nu tusschen de vermoedelijke kruisingproducten van *E. affinis* en *E. hirundoides*, doet toch de vraag rijzen of *E. lacustris* misschien uit de kruising *E. affinis* × *E. hirundoides* in de zooveelste F-generatie kan zijn ontstaan. REFERENT hoopt daarom ten zeerste, dat Mevrouw WIBAUT dit uiterst belangwekkende geval experimenteel en zeer nauwkeurig topographisch in de natuur zal onderzoeken; de door haar reeds beoefende zelf-critiek bij de interpreteering van het waargenomene, is voldoende borg, dat *als* zij er toe besluit hare huivering te overwinnen, haar dilettantisme op het gebied der experimenteele erfelijkheidsleer spoedig tot de geschiedenis zal behooren.

LOTSY.

OSTENFELD, C. H., 1919. Kimdannelse uden befrugtning og bastarddannelse hos nogle kurvblomstrede samt disse forholds betydning for formernes konstans. (Kgl. Veterinaer-og Landbohøjskole. København. Aarsskrift 1919. p. 207—219. English summary.)

Behalve reeds bekende onderzoekingen over apogamie en bastaardvorming van JUEL, RAUNKIAER, ROSENBERG en OSTENFELD, worden in deze voordracht enkele nieuwe resultaten besproken van OSTENFELD's werk:

Twee soorten van *Antennaria*, *A. decipiens* en *A. rosea* var. *imbricata* zijn gebleken apogaam te zijn.

In 1911 werd in *Hieracium tridentatum* die apogaam is, een „mutatie” gevonden; in 1916 werd deze proefneming herhaald en op 1107 individuen 4 „mutanten” gevonden, waarvan echter de nakomelingschap nog niet onderzocht werd. In hoeverre deze mutanten werkelijk mutanten zijn, is twijfelachtig: „I feel most inclined to suppose that also among apogamous plants new species arise mainly by hybridization and only seldom by mutation, which perhaps even is only the after-effect of an earlier hybridization.” Daaruit blijkt wel voldoende, dat OSTENFELD echte mutabiliteit ook twijfelachtig vindt en geneigd is, alle ontstaan van nieuwe vormen aan bastaardeering toe te schrijven, ook in apogame planten.

SIRKS.

SCHAXEL, J., 1919. Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie. (Jena, G. FISCHER, 1919. 221 pp.)

De leider van het laboratorium voor experimenteele biologie aan de Universiteit Jena, JULIUS SCHAXEL, is aan de lezers van dit tijdschrift bekend door zijn werk over „Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen”; daarin heeft hij getoond een uitnemend experimenteel-onderzoeker te zijn en tevens een kritisch-denkende geest. Hij is een persoonlijkheid, die zich niet meesleepen laat door mooi-schijnende begrippen, maar die in de eerste plaats den achtergrond der dingen zoekt. Dat hij daarbij heel vaak op groote moeilijkheden stuit, spreekt vanzelf, evenals het feit, dat een onderzoeker als hij is, het werk van anderen meer kritisch kan

bezien, dan menig aanhanger. In het nieuwste werk van zijn hand, geeft hij nu een poging om, hier en daar een greep doende, de hoofdzaken van theoretischen aard in de moderne biologie tot een geheel te verwerken en den lezer een kijk te geven op de constructie van het geheele gebouw. Zoo behandelen de eerste vijf hoofdstukken: Darwinisme (elementen en ontwikkeling), phylogenie (programma, uitvoering, elementen en wezen), ontwikkelingsmechanica (probleem, methode, betrekkingen en afhankelijkheid, erfelijkheidsleer), physiologie (in haar verhouding tot de biologie, als mechanistische theorie en in haar rol tot de zoölogie), neovitalisme (energetica, aanpassing, kategorisch en intuïtief vitalisme). Het laatste hoofdstuk (het zesde) geeft dan een kritische biologie, waarin de verschillende principieele opvattingen tegenover elkaar gesteld worden: energetische, historische en organismische en hun geschiedkundige rol wordt nagegaan.

Ik kan hier niet veel anders doen, dan vermelden, wat in het werk van SCHAXEL besproken is; het is een werk van uitnemende verdiensten door den kritischen geest, waarin het geschreven is. Gemakkelijk leesbaar is het niet; SCHAXEL houdt van een korte kernachtige uitdrukkingwijze, die hier en daar weleens wat in het aphoristische overgaat, en daardoor wordt de lezer vaak gedwongen, gedachtensprongen mee te maken, die niet steeds zoo voor de hand liggen. Maar de moeite van het kennismaken waard is het boek in hooge mate.

SIRKS.

SCHAXEL, J., 1919. Ueber die Darstellung allgemeiner Biologie. (Abh. z. theoret. Biologie. I. 62 pp. Berlin, Gebr. Borntraeger, 1919).

Vergeleken met de overige natuurwetenschappen bevindt zich de biologie geplaatst voor grootere moeilijkheden, dan deze ontmoeten: haar werkgebied is veel minder scherp omschreven, de indeeling daarvan veel willekeuriger dan die van de natuurkunde en de chemie. De problemen, welke de biologie ons voorlegt, zijn soms van zeer specialen aard, soms ook van algemeene, principieele beteekenis. Die algemeene problemen geven dan in de eerste plaats aanleiding tot theoretische beschouwingen en zoo zijn

de gedeelten der biologie, die algemeene vraagstukken betreffen, als algemeene biologie samengevoegd. Maar daarbij blijft deze algemeene biologie een heterogeen mengsel, door een kunstmatig samenbrengen ontstaan. Om daarin groote lijnen te vinden, is in de eerste plaats helder en kritisch beoordeelen noodig. Dat is wel een van de grootste verdiensten van SCHAXEL, te hebben ingezien, dat de „algemeene biologie” bezig is een crisis door te maken, gevolg van de ondoorzichtigheid harer methodologie. En na zijn boven kort aangekondigde schitterende werk: *Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie*, komt SCHAXEL nu op den voorgrond als organisator van een reeks verhandelingen, die theoretisch-biologische problemen zullen behandelen. Als eerste bijdrage tot die reeks geeft hij de studie, waarvan de titel hierboven vermeld staat, en welke vooral de beschouwing van het begrip „algemeene biologie”, zijn ontstaan en fundeering, zijn omgrenzingen in de verschillende leerboeken en handboeken en zijn eigenlijke waarde tot onderwerp heeft. SCHAXEL toont daarin een gezond-wijsgeerige kijk op zijn studievak te hebben en een helder inzicht in de zoo belangrijke zaak: systematisering der biologische wetenschappen.

SIRKS.

---

SEMON, R., 1919. Ueber das Schlagwort „Lamarckismus”, (Zschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre XXII 1919 p. 50/51).

De volgende definitie van het probleem der somatogene vererving (Vererving van verkregen eigenschappen) van den intusschen overleden auteur, die zooals men weet van de mogelijkheid eener zoodanige vererving ten volle overtuigd was, zal wellicht den lezers van dit tijdschrift interesseeren.

„Können genotypische Veränderungen nur durch physikalische oder chemische Reize hervorgebracht werden, die die Keimzellen direct treffen, ein Vermögen dieser Reize, das experimentell nachgewiesen ist, oder können derartige Veränderungen auch durch energische Einwirkungen hervorgebracht werden, die nur auf dem Umwege der physiologischen Reizleitung in Form einer fortgeleiteten Erregung, also als Erregungsenergie zu den Keimzellen gelangen?”

Zonder in te gaan op het meer of minder juiste of fraaie dezer

definitie, wenscht REFERENT er op te wijzen, dat het z. i. beslist onjuist is, te zeggen dat men experimenteel heeft kunnen aantoonen dat physische of chemische prikkels, die direct op de kiemcellen inwerken in staat zijn deze in genotypischen zin te veranderen.

Vóór dat de vraag aan de orde komt welke *vorm* van erfelijke variabiliteit de evolutie veroorzaakt of, als men wil, mogelijk maakt behoort. z. i. uitgemaakt te worden of erfelijke variabiliteit „ueberhaupt” bestaat, want ook zonder erfelijke variabiliteit is evolutie geenszins ondenkbaar: de eenige zeker aangetoonde wijze van genotypische veranderingen en dus van mogelijkheid van evolutie toch, is: de kruising.

Moest REFERENT aan leeken de verschillen tusschen Lamarckisme en Darwinisme duidelijk maken, dan zou hij dit door twee versjes doen, waarvan het eerste, ten *onrechte* door Lord NEAVES tot karakteriseering van het Darwinisme gemaakt werd, maar zeer goed op het Lamarckisme past, het tweede, volkomen terecht door Miss KENDALL tot kenschetsing van het Darwinisme gerijmd werd.

*Lamarckisme.*

A deer with a neck which was longer by half  
Then the rest of his family's — try not to laugh —  
By stretching and stretching became a giraffe  
Which nobody can deny.

LORD NEAVES.

*Darwinisme.*

Ere man was developed, our brother  
We swam, we ducked and we dived  
And we dined, as a rule, on each other  
What matter? The toughest survived.

MISS KENDALL.

Op dergelijke wijze, zou men ook andere evolutie-theorien kunnen karakteriseeren.

*De mutatie-theorie.*

To the evolutionist no sadder scene  
Than a careless gamete loosing a gene  
For such a gamete can never be

More than a mere variety,  
And varieties are not, as Darwin thought,  
„Incipient species” . . . they are nought.

They may regress  
or degress  
But never progress.  
They simply can't offer the solution  
of really effective evolution.

To the evolutionist no gladder scene  
Than a gamete forming a new gene  
In its time of preparation  
Which is called premutation.

Because the addition of but one gene to its stock  
Though by no means putting it into a new frock  
Yet changes its inside in such a way,  
That it is certain to display,  
Some time after its wedding day,  
New characters dominating those of its mate  
Thus forming, at a tremendous rate,  
In fact all at once, to our admiration,  
New species by a process, called: mutation.

*De kruisingstheorie.*

The real cause of what is called evolution  
Is the mating of gametes of different constitution.

Lotsy.

TISCHLER, G., 1920. Ueber die sogenannten „Erbsubstanzen” und ihre Lokalisation in der Pflanzenzelle. (Biolog. Zentralb. XL p. 15—28, 1920.)

Herhaalde malen is in de genetische litteratuur het zeer moeilijke vraagstuk der localisatie der „erfelijkheidsdragers” op den voorgrond gekomen en telkens weer op den achtergrond geraakt. Het

probleem is uit den aard der zaak in de eerste plaats een cytologische kwestie en van de kant der cytologie is daaraan dan ook reeds menige beschouwing gewijd. Daartegenover stond de physiologisch denkende onderzoeker altijd vrij sceptisch; de mechanistische verklaring der chromosomen- en chromomeren-theorie is voor hem te weinig chemisch, te weinig in overeenstemming met de door den physioloog meest voorgestane physisch-chemische celstructuur. TISCHLER voelt deze tegenstelling scherp en tracht nu in een korte studie enkele punten aan te geven, die ik hier letterlijk wil weergeven, omdat ze me in veel opzichten een goed programma voor discussies in de toekomst lijken:

1. De term „Erbsubstanz” behoort te vervallen, omdat ze vaak in zeer verschillende beteekenis wordt gebruikt.

2. In plaats daarvan moeten we de „enzymoide” genen als hoofdfactoren der ontwikkeling beschouwen. Deze genen staan in nauwen samenhang met den celkern, maar ze dragen slechts een deel der later waarneembare uitwendige eigenschappen over, terwijl andere door bepaalde inwendige factoren in plastiden en in cytoplasma veroorzaakt worden.

3. Het is volstrekt onzeker, of nucleoproteïden als zoodanig altijd tot de genen in betrekking staan, immers we vinden deze eiwitten zeker, ondanks allerlei andere voorstellingen, ook in het cytoplasma.

4. Indien men ook in het vervolg de banden tusschen chemie en erfelijkheidsleer wil handhaven, dan kan men met een der drie tot nu toe opgestelde hypothesen verder werken:

a. De nucleoproteïden van den kern zijn andere dan die van het cytoplasma.

b. Alleen de nucleoproteïden van den kern produceeren de genen of tenminste de progenen, waaruit de genen gedurende de ontogenetische ontwikkeling gevormd worden.

c. De genen, resp. de progenen, zijn chemisch geheel onafhankelijk van de nucleoproteïden in den kern. Ze gebruiken deze slechts als voedingsstof (ergastisch materiaal).

5. Analooq aan de resultaten van MORGAN en zijn leerlingen mag een speciale experimenteel te onderzoeken localisatie der genen in de chromosomen algemeen aangenomen worden; op die wijze zou dan de absolute en relatieve koppeling der experimen-

teele erfelijkheidsleer verklaard kunnen worden. Tegenover MORGAN gelooft TISCHLER echter niet aan een uitwisseling van gedeelten van chromosomen gedurende de diakinese. Hij meent eerder, zoowel op grond van eigen als van andere onderzoekingen, de deelingsstadiën, die zich in de synapsis groepeeren, daarvoor aansprakelijk te moeten stellen.

6. Door bepaalde uitwendige omstandigheden (parasieten) schijnt de vorming of tenminste de opwekking om zich te uiten mogelijk te zijn van genen, die in normale omstandigheden niet te voorschijn komen.

7. Een duidelijk inzicht in het chemische karakter der genen zou daarom van groote beteekenis zijn, omdat bepaalde „konstanten” der vitalisten, evenals „dominanten” en „entelechie” op dezelfde wijze schijnen te werken, als de genen dit inderdaad doen.

Dit zijn punten, waaraan zich een discussie vastknoopen laat, die echter m. i. voorloopig nog altijd vrijwel theoretisch en weinig experimenteel gefundeerd zal zijn. MORGANS chromosomen-opvatting maakt het ons wél gemakkelijk, maar ik zou toch, ondanks zijn schitterende basis van gegevens, nog niet ertoe kunnen besluiten, ze volkomen te onderschrijven, zelfs al houden we rekening met WHITE's werk aangaande koppelingen by *Pisum*. Daarbij is het m. i. van ondergeschikte beteekenis, of eventueele crossing-over plaats vindt bij de diakinese of bij de synapsis. Het belangrijkste punt blijft of het proces plaats vindt en of het werkelijk de beteekenis heeft, die MORGAN op grond van zijn *Drosophila*-onderzoekingen eraan hecht. Dàt is het punt, waar alles op het oogenblik om draait: zijn de regelmatigheden ten opzichte van koppeling en uitwisseling (linkage en crossing-over) ook bij andere organismen te vinden? Daarop zullen in den eersten tijd heel wat onderzoekingen moeten gericht worden, en voordat we daaromtrent niet meer houvast hebben aan algemeen geldende regels, zal een discussie aangaande de physiologisch-chemische of de mechanistische basis van erfelijke eigenschappen voorloopig min of meer op hypothetische grondslagen berusten. Daarom geloof ik voor mij, dat de tijd voor de door TISCHLER gewenschte discussie nog niet gekomen is, en in dit opzicht BAURS voorschrift: Meer experimenteren, minder theoretiseeren, zeker van kracht is.

SIRKS.



TOWER, W. L., 1918. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*. (Public. Carnegie Inst. Washington. No. 263, p. 1—340, 19 pl. 1918).

BREITENBECHER, J. K., 1918 The relation of water to the behavior of the potato beetle in a desert (Ibidem. p. 341—384).

Onder de onderzoekingen, die in het eerste decennium van het neo-mendeliaansche tijdvak in de erfelijkheidsleer door algemeene belangstelling zeer op den voorgrond traden, nemen die van TOWER met zijn aardappelkevers *Leptinotarsa* een belangrijke plaats in. Ze werden algemeen gewaardeerd en hun bespreking ontbreekt tegenwoordig wel in geen enkel modern leerboek der genetica; TOWERS verhandeling daarover „An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*” (Public. Carnegie Inst. Washington, No. 48, 330 pp. 30 pl. 31 tekstfig. 1906) behoort tot de veel geciteerde litteratuur. In hoofdzaak vormden deze onderzoekingen voorwerk voor later daarop te bouwen verdere studies: het beoordeelen van de als object gekozen groep van dieren ten opzichte van hun beteekenis voor evolutievraagstukken, het volkomen bekend worden met deze diereengroep en zijn vertegenwoordigers in de natuur en een voorloopig nagaan of het mogelijk is, blijvende afwijkingen in dit materiaal aan te brengen.

Daarop heeft TOWER nu een vervolg laten verschijnen, dat het tweede deel van zijn werkprogram bevat: een zeer nauwkeurige experimenteele studie der evolutiefactoren en een poging om nieuwe, in de natuur niet voorhandene eigenschappen in zijn materieel in te voeren, en dan na te gaan, hoe deze nieuwe eigenschappen zich tegenover de oude gedragen en hun onderlinge verhouding, wanneer ze in samenwerking of in concurrentie met die reeds bestaande eigenschappen gebracht worden. Is dit bereikt, dan zal het mogelijk zijn, in het laboratorium nieuwe specifieke eigenschappen te maken, en met deze en de oude samen, nieuwe typen, wellicht ook nieuwe genera of nieuwe groepen van hogere taxonomische waarde te vormen.

Die nieuwe organismen of organismengroepen vormen dan het materiaal voor het derde deel van TOWERS werkprogramma: experimenten in de natuur, om nu na te gaan, hoe die nieuwe organismen zich in de natuur gedragen, hoe ze onderworpen

worden aan de processen als eliminatie, bestaansmogelijkheid, aanpassing en dergelijke, die van principiële beteekenis zijn in het evolutievraagstuk en die op het oogenblik nog alleen maar in essays behandeld worden. Zoo stelt TOWER zich voor, met zijn *Leptinotarsa*-onderzoekingen het geheele evolutievraagstuk kritisch te kunnen bewerken.

TOWERS nieuwe verhandeling geeft echter meer, dan een uitsluitende bespreking van de onderzoekingen uit het tweede deel van zijn werkprogramma; als inleiding vinden we daarin een uitvoerige uiteenzetting over „problemen en beschouwingen aangaande evolutie”, waarin hij vooropstelt dat, zolang niet het tegengestelde bewezen is, alleen physisch gebaseerde opvattingen inzake levensverschijnselen bestaansrecht hebben; verder bespreekt hij daarin de natuur van het individu, de grondslagen van kenmerken in levende en niet-levende substanties, de verhouding tusschen uitwendige en inwendige factoren, de groepen, waarin organische kenmerken kunnen verdeeld worden (hij onderscheidt specific properties or qualities, attributes en conditons), evolutie en transmutatie, hypothesen over veranderlijkheid der soorten, evolutieprocessen en de factorentheorie in verband met evolutie. Deze beschouwingen zijn wel het beste bewijs voor de waarheid van een opmerking, die hij later (p. 143) ten opzichte van de waarde zijner onderzoekingen maakt: „I have no interest in added cases, only in principles, their validity and extension”. Dat is toch eigenlijk het juiste standpunt in wetenschappelijk-biologische onderzoekingen, een standpunt, dat wel eens wat te weinig ingenomen wordt. Ik kan hier natuurlijk niet alles weergeven, wat TOWER in zijn algemeene inleiding zegt, maar het zij voldoende er op te wijzen, dat er menige opmerking in voorkomt, die door moderne genetici behartigd worden moet.

Na deze algemeene inleiding volgt een hoofdstuk over het materiaal, zijn taxonomische indeeling en levensgeschiedenis, waarin een uitvoerig gedocumenteerd verslag gegeven wordt van de herkomst en de diagnostische kenmerken der in zijn onderzoekingen gebruikte dieren, met al wat daarop betrekking heeft. Daarbij sluiten dan de resultaten van zijn proefnemingen aan, voorafgegaan door een meer theoretisch hoofdstuk over de problemen der gametenconstitutie: kiemplasma-theorie, gametische factoren, metathese der

gametische factoren en architectuur van den erfelijken aanleg. Dan komt een deel van den eigenlijken hoofdinhoud van zijn boek: „Reactions and products in interspecific crosses,” kruisingen tusschen de soorten *Leptinotarsa signaticollis*, *diversa* en *undecimlineata* en tusschen *diversa*, *decemlineata*, *oblongata* en *multitaeniata*. Bijzonder belangwekkend is hierbij het resultaat der kruisingen van de eerste groep: *L. signaticollis*, in beide richtingen gekruist met *L. diversa*, gaf in de  $F_1$  een intermediair type en in  $F_2$  een zuivere monohybride splitsing te zien in de verhouding 1:2:1 (256:516:260 en 576:1158:581). Dat is voor een soortskruising een heel typisch geval, a. h. w. vergelijkbaar met de complexheterozygotie van *Oenothera Lamarckiana*, waarin nu eens wél beide homozygote vormen levensvatbaar zijn. Geheel anders gedroeg zich de kruising van *L. signaticollis* met *L. undecimlineata*, welke een trihybride splitsing te zien gaf, echter in zooverre gecompliceerd, dat als drie afzonderlijke factorencomplexen optraden: larvale kleur, larvale huidteekening, en de rest der tusschen beide soorten bestaande verschillen. Dus a. h. w. toch een complex-heterozygote, die in twee vaste kleinere complexen factorenuitswisseling vertoonde. Ingewikkelder nog verliepen de andere soortskruisingen door TOWER gemaakt: *L. decemlineata* bijv. gekruist met *L. multitaeniata melanothorax* gaf een  $F_1$ , waarin *decemlineata* eigenschappen in alle stadiën domineerden en een  $F_2$ , waarin ook de *decemlineata*-kenmerken in de larven zeer sterk de overhand hadden, maar in de volwassen dieren een sterke splitsing optrad, waardoor verschillende phaenotypische groepen gevormd werden, niet alleen de oorspronkelijke ouders, maar ook andere vormen, als bijv. *decemlineata* met pronotum en kop van *melanothorax*.

Opvallend is, dat TOWER in zijn soortsbastaarden zoo weinig steriliteitsverschijnselen ontmoet heeft; de minste fertiliteit werd gevonden bij kruisingen tusschen een soort uit de groep: *L. signaticollis*, *diversa* en *undecimlineata* met een uit de groep: *L. decemlineata*, *oblongata* en *multitaeniata*. Alleen kruisingen tusschen *decemlineata* en *diversa* zijn totnogtoe verkregen. De oorzaak hiervan is vermoedelijk gelegen in de erfelijke factor, die de snelheid der ontogenetische ontwikkeling bepaalt, de door TOWER zoo genoemde Ac-determiner; de duur der ontogenetische ontwikkeling kan echter gemodificeerd worden en TOWER hoopt de nu mislukte

kruisingen te doen gelukken wanneer die ontwikkeling door verschillende behandeling gelijk gemaakt kan worden.

Nog talrijke andere bijzonderheden aangaande zijn soortskruisingen zouden hier aangehaald kunnen worden; daarvoor zal men echter het werk zelf ter hand moeten nemen.

Het slot van TOWER's verhandeling (p. 184—340) wordt dan gevormd door een zeer uitvoerige beschrijving van „problems of heterogeneity,” waar dan onder heterogeniteit verstaan wordt de „variability,” welke gevolg is van een grooter of kleiner aantal verschillende erfelijke factoren, dus wat MACLEOD in zijn „Quantitative method in biology” complexity genoemd heeft. Oorzaken dezer heterogeniteit zijn volgens TOWER tot twee groepen behorend: transmutatie, als werking tusschen de genotypische constitutie en de omstandigheden, waaronder deze haar activiteit ontplooit, en ten tweede: verschil voorkomend uit nieuw-combinaties (metathesis). De rol, die deze heterogeniteit dan speelt in zeer eenvoudige eigenschappen, in meer samengestelde en in populaties, wordt dan tenslotte nagegaan en uitvoerig gedocumenteerd besproken en daaruit tot de opvatting geconcludeerd, dat „hope for progress in the future lies only in analytical experiment, and at present the factorial conception of the constitution and evolution of organisms provides the only purely physical, working hypothesis.”

Daarmee besluit TOWER's verhandeling, die wel een zeer belangrijke bijdrage tot onze kennis dezer processen vormt.

BREITENBECHER's studie, als bijlage opgenomen, is een voorloopig onderzoek van den invloed van water op de ontwikkeling en het gedrag van *Leptinotarsa*-soorten in de woestijn, nuttig als voorstudie voor TOWER's verder werk, maar op zichzelf voor erfelijkheidsvraagstukken zonder betekenis.

SIRKS.

TSCHERMAK, E. VON, 1919. Bastardierungsversuche mit der grünsamigen Chevrier Bohne (Zschr. f. Pflanzenz. VII pg. 57—61.)

Kiemplanten van Chevrier, (van alle rassen met groene zaadlobben) krijgen bij de kieming witte kolylen, rassen met gele zaadlobben ontwikkelen daarentegen chlorophyll. Bij kruising van

Chevrier met rassen met gele zaadlobben ontstaan Xenien (zie Zschr. f. d. landw. Versuchswesen in Oesterreich 1904.)

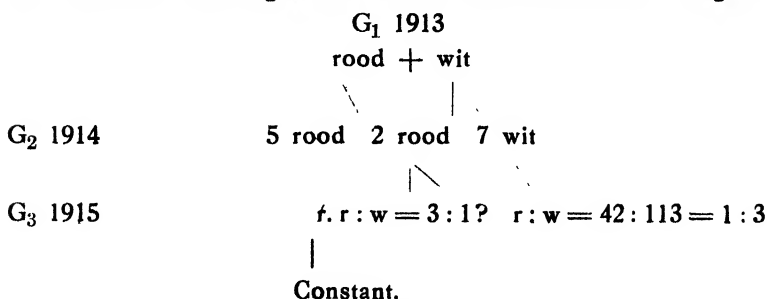
Gevonden bij nieuw onderzoek van de boonen van 19 F<sub>1</sub> planten:  
810 geel : 239 groen = 3,39 : 1 = 3,09 : 0,91  $\sigma = \pm 0,05$ .

Het te kleine aantal groene cotylen wijt v. TSCHERMAK aan modificatie, door vernietiging van het chlorophyll onder lichtinvloed. Er is echter correlatie tusschen groene peukleur (groenblijven bij drogen) en groene zaadhuid. De cotylen kunnen echter zoowel groen als geel zijn.

H. N. KOOIMAN.

TSCHERMAK, E., 1919. Beobachtungen ueber anscheinende vegetative Spaltungen an Bastarden und ueber anscheinende Spätspaltungen von Bastardnachkommen, speciell Auftreten van Pigmentierungen an sonst pigmentlosen Descendenten. (Zschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre XXI, 1919. p. 216—232).

In 1915 publiceerde REINKE in de Ber. d. Deutschen botanischen Gesellschaft een knopvariatie van de pronkboon, tengevolge waarvan aan het bovenste deel van een roodbloeiende pronkboon witte inflorescenties optraden, die met roodbloeiende afwisselden: „Es waren, zegt hij, in den Achseln mehrerer Blätter Vegetationspunkte entstanden, von denen nur anthocyangefreies Zellgewebe gebildet wurde. Deze plant werd als G<sub>1</sub> aangeduid en het resultaat der uitzaaiing der, naar REINKE's meening zelfbevruchte bloemen was het volgende:



REINKE beschouwt dit als een geval van knopmutatie, ofschoon hij toegeeft, dat zijn G<sub>1</sub> plant al een bastaard geweest kan zijn. Tegen de resultaten der uitzaaiingsproeven heeft TSCHERMAK ernstige bezwaren; zonderling is al dat de planten met roode bloemen in

1914 door uitzaaiïng van zaden uit witte bloemen verkregen in 1915 splitsten in 3 rood : 1 wit?, terwijl de zaden van planten met witte bloemen, eveneens uit de witte der oorspronkelijke plant ontstaan, juist omgekeerd in 3 wit : 1 rood splitsten. TSCHERMAK meent, dat bij REINKE's niet geïsoleerde planten ongewilde kruisbes'uiving plaats gegrepen heeft, die de zaaiproeven vrij wel waardeloos heeft gemaakt. Volgens zijn ervaring bastardeeren naast elkaar staande rood en wit bloeiende boonen zeer gemakkelijk, het is dus zeer waarschijnlijk, dat reeds aan het uitgangsindividu enkele bastardeeringen tusschen de witte en naburige roode bloemen hebben plaats gegrepen. Het is dus zeer begrijpelijk, dat uit de zuiver witte zaden van de oogst van 1913 naast 7 witbloeiende 2 roodbloeiende planten ontstonden en dat de zaden dezer roodbloeiende later weer (1915) in roode en witte splitsten. Eveneens is het, daar wederom witbloeiende naast roodbloeiende stonden, niet te verwonderen, dat — tengevolge van nogmalige bastaardeering — uit 155 witte boonen in G<sub>3</sub> naast 113 witbloeiende 42 roodbloeiende ontstonden. De door REINKE verkregen getallen kunnen dus zeer wel toevallige zijn, die met mendelsche splitsing niets te maken hebben, de witbloeiers van 1914 behoeven volstrekt niet zooals REINKE meende, heterozygoot te zijn geweest, zij kunnen zeer wel eenvoudig homozygoot recessief zijn geweest, terwijl ongeveer  $\frac{1}{3}$  van hen met den rooden, domineerenden, vorm (ongewild) gekruist werd.

TSCHERMAK besluit dan ook:

„So wenig also an der interessanten Beobachtung einer anscheinenden vegetativen Spaltung bezüglich der Blütenfarbe zu zweifeln ist, so problematisch muss die Analyse des Erbwertes in diesem Falle genannt werden.“

Bij *Antirrhinum* rassen heeft BAUR (Mutationen van *Antirrhinum majus*. Zschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre 19, 1918 p. 177, speciaal p. 187) vegetatieve afsplitsing van „Zellcomplexen“ (bloemensectoren) of van heele spruiten aan individuen, die overigens domineerende kenmerken bezaten, beschreven — b.v. ivoorkleurige aan overigens rood bloeiende, roode aan overigens gestreepte.<sup>1)</sup> Deze splitsingen betreffen allen afsplitsingen van recessieve complexen uit domineerende, die „durch anscheinend spontane Mutation heterozy-

<sup>1)</sup> Deze traden ook in de culturen van Referent dikwijls op.

goten geworden sind" — wat BAUR „als den häufigsten (III) Mutationsmodus bezeichnet."

TSCHERMAK bericht nu over de volgende gevallen in zijn eigen proeven opgetreden.

A. *Het optreden van een bastaard met zalmkleurige bloemen uit witte ouders.*

Zooals onderstaande samenstelling toont was echter de eene ouder niet zuiver wit en had de andere roodbloeiende onder zijn ascendenten.

Zuivere Kruppboon  $\times$  witbloeiende pronkboon.

Aurora. (Witachtige lilakleu- rige bloem)		[dit was een plant uit de $F_8$ generatie van witbloeiende russische pronkboon $\times$ een rood bloeiende $F_8$ bestaard (Phaseolus multiflorus coccineus $\times$ witbloeiende kruppboon Wachsdattel)].
---	--	---

zalmkleurig bloeiende plant.

(splitst na zelfbevruchting, typisch in rood : wit).

Resultaat: Sommige witbloeiende splitsingsproducten van roode  $\times$  witte pronkboon resp. kruppboon bezitten kryptomeer factoren, die met zekere factoren der kruppboon aurora roode bloemkleur kunnen veroorzaken.

B. *Vegetatieve splitsing, de kleur der zaadhuid betreffend.*

Het betreft weer een splitsingsproduct van een gecompliceerde kruising, dat „rote Blüten zeigte, wie seine Voreltern, welche durchwegs dunkelschwarze Samen produziert hatten." Van dit individu werden 3 vruchten geoogst, 2 van deze hadden te samen 3 typisch donkerzwarte boonen, 1 echter bezat 2 boonen, die een zeer eigenaardige „lichtgrauviolette hakenformige Zeichnung auf weissem Grunde" vertoonden, zooals TSCHERMAK bij zijn langjarige proeven met allerlei boonenrassen nooit gezien had. Vermoedelijk was de vrucht met de afwijkend gekleurde boonen uit een zalmkleurige bloem ontstaan, want TSCHERMAK had bij het begin van den bloei van de plant genoteerd: „vuurroode bloemen", later: „zalmkleurige bloemen."

Daar het niet zeker is, dat de zaden door zelfbevruchting ontstaan zijn, kan ook hier niet meer gezegd worden dan dat „vegetatieve Aufspaltungen an heterozygotischen Nachkommen aus Bastardierungen von *Phaseolus multiflorus* ab und zu vorkommen."

Tot dezelfde groep van verschijnselen rekent TSCHERMAK door hem waargenomen gevallen van lokale vorming van rankendragende spruiten aan overigens niet rankende boonenbastarden.

C. *Een reeds in de F<sub>1</sub> generatie splitsende Gerstbastard*

Gebaarde Gerst  $\times$  2-rijige samengestelde Gerst

F <sub>1</sub> 1 plant ongebaard, normaal 2-rijig	10 planten met korte baardspitsen, normaal 2-rijig.

1 plant met 2 halmen van welke de eene ongebaard, normaal 2-rijig, de andere ongebaard, duidelijk samengesteld, 2-rijig was.

Samengestelde aar is bij gerst recessief, maar bij uitzaaiing der beide verschillende aren der betreffende F<sub>1</sub> plant bleken beide halmen gelijke nakomelingschap te geven. Beide halmen hadden dus dezelfde heterozygotische constitutie „an einen der beiden Halme der F<sub>1</sub> war nur an Stelle des sonst dominierenden Merkmals das sonst recessive zur Ausprägung gelangt.”

Daarentegen heeft FRUWIRTH een geval beschreven van het optreden van twee F<sub>2</sub> tarweplanten, die zoowel gebaarde (recessieve) als ongebaarde (domineerende) aren droegen. De korrels der recessieve aar leverden uitsluitend recessieve nakomelingen, die der domineerende splitsten. Hier hebben wij dus weer een geval van werkelijke vegetatieve afsplitsing van een recessief complex uit een heterozygoot.

D. *Het omslaan van het domineerende kenmerk gele cotyledonen in het recessieve kenmerk groene cotyledonen bij reine Linien van erwten, zonder dat bastaardeering daarvan de oorzaak kon zijn.*

Zoowel bij de geelzadige Auvergne-erwt als bij de geelzadige Victoria en bij de geelzadige Victoria met violette navel vond TSCHERMAK in volkomen rijpe peulen enkele weinige volkomen groene zaden. Alleen 1 zaad (het 2de kiemde niet) van de groen geworden victoria-erwt gaf groenzadige nakomelingschap, zoodat van een „Knospemutation” gesproken kan worden, de groen geworden zaden der Auvergne-erwten en der Victoria met violette navel (bij de laatsten werden groene zaden meermalen aangetroffen) gaven bij uitzaaiing uitsluitend gele erwten. Bij deze hebben wij dus slechts met een modificatie te doen, het proces van het



geelworden was klaarblijkelijk slechts onderbroken geweest bij de groene zaden.

E. *Het lokale optreden van zaadhuidpigment bij enkele individuen van pigmentlooze descendents van boonenbastarden.*

Uit splitsingsprodukten der Chevrierboon met groene zaadhuid met geelbruine prinsesseboonen van JOHANNSEN werden, voor een practisch doel, van  $F_2$  af grootzadige individuen met de recessieve Chevierkenmerken: groene zaadhuid en groene cotyledonen verder verbouwd. Tot zijn verrassing vond TSCHERMAK aan enkele „recessivmerkmaligen”  $F_4$  individuen met groene cotyledonen en groene zaadhuid — nadat  $F_2$  en  $F_3$  geen pigment vertoond hadden, uitsluitend zaden, die boven de radicula en aan het strophium een geelbruine tint hadden, bij andere individuen was de zaadhuid rondom de navel zeer duidelijk tot zeer zwak gevlekt (ongeveer zooals bij de zoogenaamde „geäugten” soorten, *niet* als een samenhangende navelring), weer bij andere individuen was een geelbruine pigmentteering slechts aangeduid, kon zelfs bij een aantal boonen van hetzelfde individu volkomen ontbreken. TSCHERMAK zegt terecht:

„Ohne Kenntniss der Abstammung dieser Bohnen würde das spontane Auftreten dieser oft sehr deutlichen Flecken von manchem Forscher mit dem beliebten Ausdrucke „Mutation” oder spontane Variation bezeichnet worden sein.”

Meerdere dergelijke gevallen van late of uitgestelde splitsing bij bastarden worden door TSCHERMAK nog medegedeeld, en FRUWIRTH en KIESSLING hebben daarover ook reeds bericht.

TSCHERMAK besluit zijn mededeeling der feiten met den zin:

„Speziell das Auftreten von Pigmentspuren an recessivmerkmaligen Hybriddeszendents — Spuren, welche weiterhin verstärkt auftreten, und wie es scheint in manchen, vielleicht schliesslich in allen Fällen auch aufspalten können, bringt eine neue Komplikation in das Gebiet der Aufspaltungen nach Bastardierung, führt aber erfreulicherweise bisher schwierig zu erklärende und häufig in das Gebiet der Mutation gezählte Erscheinungen in den Rahmen der Bastardierungserscheinungen zurück.”

Moge dit oordeel van een auteur, met zooveel ervaring, een waarschuwing zijn om uiterst voorzichtig te zijn met het aannemen van mutatie als oorzaak van verschijnselen, die men niet dadelijk

verklaren kan; het versterkt REFERENT in zijne herhaaldelijk uitgesproken meening, dat tot nu toe geen enkel geval van beweerde mutatie bewezen is.

Hoe tracht nu TSCHERMAK het waargenomene te verklaren? Hij begint met toe te geven, „dass das Material ueber anscheinende „vegetative Spaltungen an Bastarden sowie ueber anscheinende „Spätspaltungen an Bastardnachkommen, speziell ueber Auftreten „van Pigmentierungen an sonst pigmentlosen Deszendenten noch „sehr kasuistisch und wenig umfangreich ist, um zum Versuche „einer erschöpfenden Erklärung zu berechtigen”.

Wat de zoogenaamde recessieve knopvariaties betreft, zoo zijn deze of eenvoudige modificaties aan heterozygoten, dus niet erfelijk, of werkelijke afsplitsingen van een recessief complex en dan wel erfelijk. In sommige gevallen is het bewezen, dat het exemplaar dat de afsplitsing vertoonde een bastaard was en alle waarnemingen van TSCHERMAK „betreffen durchwegs sichere Bastarde bezw. Bastardnachkommen”; zoowel wat de laat optredende, als de vroeger optredende splitsingen betreft, is het mogelijk, „dass es sich um Folgeerscheinungen der Zusammensetzung des Pigmentfactors aus einer Mehrzal van Elementar- oder Teilfactoren handelt, welche normalerweise in festem Verband, in absoluter Korrelation stehen gelegentlich sich von einander trennen, dadurch wirkungslos werden und nun mendelnd aufspalten.”

Er is echter eene andere, en zeer plausible mogelijkheid, nl. dat in de albino's (om dit geval te kiezen) zekere factoren die, als zij — zooals gewoonlijk — op elkaar inwerken pigment veroorzaken, tijdelijk niet op elkaar inwerken. In dat geval zouden gepigmenteerde en ongepigmenteerde niet van elkaar verschillen door dat bij de ongepigmenteerde zekere factoren ontbreken, maar beide zouden dezelfde factoren bezitten, die echter bij de gepigmenteerde wel, bij de ongepigmenteerde niet op elkaar inwerken, vergel. TSCHERMAK's bekende Theorie der Associatie en Dissociatie der factoren, (zie Zschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. 1912. VIII p. 28—231.) Associeeren zich dan zulke gedissocieerde factoren weer, dan ontstaat pigment en dit kan, daar alle factoren aanwezig zijn, in individuen met gedissocieerde factoren, ook in homozygote, natuurlijk altijd geschieden.

Bewezen is deze theorie niet, maar de mogelijkheid van zoo'n

proces kan zeker niet ontkend worden, alweer een reden om uiterst voorzichtig te zijn met het aannemen van mutatie als oorzaak van een niet direct verklaarbaar verschijnsel.

Lotsy.

WINGE, Ö., 1920. Om Nedarvningen af Hestens Lød. (Nordisk Jordbrugsforskning 1920 I Hefte pag. 1—30.)

Dit artikel behandelt de overerving van de vachtkleur bij de paarden naar aanleiding van een stamboekstudie. Het materiaal omvat  $\pm 10000$  dieren van het Jutsche ras en heeft voornamelijk betrekking op paarden van de drie hoofdkleuren zwart, bruin en rood (voskleur), verder enkele schimmels en bonten. De theorieën van WALTHER en WENTWORTH bleken gedeeltelijk juist te zijn, maar zijn onnoodig gecompliceerd.

De schrijver kan de overerving van de drie hoofdkleuren geheel verklaren door een grondkleur rood bij alle paarden aan te nemen en verder een factor  $R$  voor rood en een  $S$  voor zwart. Bruin ontstaat, wanneer  $R$  en  $S$  beide, 't zij homo-, 't zij heterozygoot aanwezig zijn.

Er zijn dus vier soorten bruine:  $RRSS$ ,  $RRSs$ ,  $RrSS$  en  $RrSs$ ; verder drie soorten vossen:  $RRss$ ,  $Rrss$  en  $rrss$ , terwijl slechts twee soorten zwarte bestaan, n.l.  $rrSS$  en  $rrSs$ .

Met behulp van het in 't algemeen bijzonder nauwkeurige stamboekmateriaal toont WINGE de juistheid van zijn hypothese aan. Deze eischt b.v. dat uit vos  $\times$  vos slechts vossen mogen komen, wat ook het geval is; voorts: zwart  $\times$  zwart kan alleen zwarten en vossen geven; uit zulk een paring is dan ook geen enkel bruin paard geboekstaafd. Uit bruin  $\times$  bruin kunnen alle drie kleuren komen. Onder de bruine nakomelingen moeten er hengsten zijn, die de formule  $RRSS$  hebben, en dus, met welke kleur-merrie ook gepaard, bruine veulens opleveren. Zulke hengsten zijn er inderdaad verscheidene geweest, de schrijver noemt er eenige op met hun nakroost, o.a. n°. 295 NOBEL, van wien 52 veulens bekend zijn, die allen bruin waren.

Het gelukte WINGE, van de meeste bekende stamboekhengsten de formule vast te stellen.

Volkomen in overeenstemming met het feit, dat er in het Jutsche

ras veel minder zwarten voorkomen dan bruine, blijkt ook, dat de formule voor de bruinen veel vaker  $RrSs$  of  $RRSs$  is geweest dan  $RrSS$  of  $RRSS$ . (Het feit zelf is een gevolg van de voorliefde voor vossen, die er bij de Jutsche fokkers algemeen bestaat en van de omstandigheid, dat enkele van de matadores, die het meest hun stempel op het ras hebben gedrukt, voshengsten waren.) Ongeveer viermaal zooveel paarden zijn homozygoot voor  $R$  dan het aantal, dat homozygoot is voor den factor  $S$ .

De drie hoofdkleuren worden door verschillende nuanceeringsfactoren geschakeerd. Bovendien komt de factor voor schimmelkleur en voor bont voor, die beide over  $R$  en  $S$  domineeren. Bij afwezigheid van  $R$  en  $S$  (roodschimmels en roodbonten) doen zich eigenaardigheden voor, die tengevolge van het zeer geringe materiaal in die kleuren niet nader konden worden bestudeerd.

TJEBBES.

WISSELINGH, C VAN, 1920. Ueber Variabilität und Erbllichkeit. (Zschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre. XXII. p. 65 – 126. 1920).

Een lange reeks van onderzoeken met verschillende *Spirogyra*-soorten als materiaal en cytologische of physiologische processen als onderwerp, hebben aan VAN WISSELINGH ook enkele gegevens verschaft, die wellicht voor vraagstukken van variabiliteit en erfelijkheid van beteekenis zijn. Zijn gegevens loopen min of meer parallel met die van GERASSIMOF, wiens studies over *Spirogyra* door de moderne erfelijkheidsleer te weinig naar waarde geschat worden en toch vele belangrijke problemen op dat gebied raken. In de bovengenoemde publicatie nu geeft schrijver een samenvattend overzicht over GERASSIMOF's en zijn eigen resultaten, voorzoover deze voor variabiliteits- en erfelijkheidsbeschouwingen van waarde zijn. Een groot gedeelte der bij *Spirogyra* gevonden variabiliteitsverschijnselen zijn natuurlijk als zuivere modificaties te beschouwen; lengte en dikte der cellen, hun groei, de vorming der dwarswanden en derg. zijn in hooge mate afhankelijk van de uitwendige omstandigheden en dus hun afwijkingen van het normale als modificaties op te vatten. Maar anders staat het, wanneer de afwijkingen van het normale plaats hebben bij processen van kerndeeling, tot uiting komend in de vorming van „reuzencellen.” Deze merkwaardige

producten van abnormale karyokinese komen zelden in de natuur en meer onder bepaalde culturomstandigheden voor; hun ontstaan is bij algen, als *Spirogyra*, gemakkelijker waar te nemen, dan bij hogere planten; GERASSIMOF heeft door het nagaan van de ontwikkeling van een aantal *Spirogyra*-cultures ontdekt, dat soms de beide dochterkernen na een karyokinese in één cel overgaan, terwijl de andere geen kern kreeg. Uit een dergelijke tweekernige cel kan dan een draad gevormd worden van uitsluitend tweekernige cellen. Deze vorming van tweekernige dochtercellen kan kunstmatig te voorschijn geroepen worden. Bij vegetatieve deelingen blijft deze eigenschap: tweekernigheid behouden; bij copulatie verdwijnt ze echter, en worden alle volgende cellen weer eenkernig. Dit was voor JOLLOS aanleiding de tweekernige vormen te beschouwen als „Dauermodifikationen,” als blijvende modificaties dus, ongeveer zooals de bloeivorm van klimop ook bij vegetatieve vermenigvuldiging blijft, bij geslachtelijke verdwijnt. Daartegen komt van WISELINGH op: de tweekernigheid verdwijnt weliswaar na copulatie, maar inplaats daarvan zijn alle na kernverdubbeling en copulatie ontstane individuen in het bezit van de dubbele hoeveelheid kern-massa, doordien de kern tweemaal de normale grootte heeft, terwijl de geheele cel (cytoplasma en chromatophoren inclusief) ook groter is, dan bij de stamvorm. Op grond daarvan meent de schrijver hier met een reuzencel-vorming te maken te hebben, die als mutatie aangemerkt zou moeten worden, met die beperking echter dat hij zich aansluit bij de woorden van WINKLER: „eine neue Art ist nicht entstanden, sondern nur eine tetraploide Ausprägung ihrer Stamm-art.” De kwestie of deze *gigas*-typen van *Spirogyra* iets met chromosomenverdubbeling hebben uit te staan, is ook door schrijver onderzocht; de reuzenvormen met dubbele kernmassa hebben werkelijk het dubbele chromosomenaantal. Maar toch is het door onregelmatige deeling van 2-kernige cellen, mogelijk, dat reuzencellen ontstaan met het gewone aantal chromosomen; deze reuzencellen hebben meer cytoplasma en chromatophoren, dan de normale cellen, maar evenveel chromosomen als deze. Hoewel dus wel het ontstaan van *gigas*-typen gevolg is van verdubbeling van het aantal chromosomen, behoeft toch het uiterlijk van de cel daarmee niet in overeenstemming te zijn.

De vraag, of bij het ontstaan van reuzenvormen „nieuwe genen”

gevormd worden, beantwoordt VAN WISELINGH ontkennend; zijn *Spirogyra*-reuzen zijn volkomen vergelijkbaar met die van WINKLER aan *Solanum*-soorten verkregen; er is geen nieuwe soort ontstaan, maar een ontplooiing van een bepaalde eigenschap van de oude soort.

Daarmee zijn de belangrijkste punten uit de verhandeling vermeld; het is voldoende om ons te doen instemmen met schrijvers meening, dat het onderzoek van algen ten opzichte van genetische problemen nog veel geven kan.

SIRKS.

ZIEGLER, H. E., 1918. Zuchtwahlversuche an Ratten. (Festschrift 100-jährigen Bestehens Württemberg. Landwirtsch. Hochschule Hohenheim. p. 385—399. 1918).

Het materiaal voor zijn onderzoekingen verkreeg ZIEGLER uit een enkel paartje Iersche ratten (geheel zwart, behalve een min of meer uitgebreide witte vlek aan de buikzijde, achterpooten aan de bovenzijde zilvergrijs door de lossere stand van korte zwarte haren, voorpooten met witte haren op handwortel en handvlak aan de bovenzijde en roode teenen). Door stelselmatige selectieproeven is ZIEGLER in staat geweest, zooals ook reeds uit proeven van CASTLE e. a. bekend was, stammen te fokken, die in uitbreiding der witte buikvlek sterk verschilden. De invloed van selectie is dan ook zeer duidelijk.

ZIEGLER stelt zich volkomen op het standpunt der chromosomentheorie, zooals hij in zijn Vererbungslehre (zie *Genetica* I p. 496) uitvoerig uiteengezet heeft en tracht nu in deze verhandeling de polymere erfelijkheid der huidteekening van zijn Iersche ratten te verklaren. Hij neemt aan, dat in alle chromosomen een factor voor witte kleur kan aanwezig zijn; zulke chromosomen, die hij W-chromosomen noemt, kunnen dan door hun aantal de uitgebreidheid der witte teekening bepalen. Zijn alle chromosomen (de rat heeft er haploid 12, diploid 24) of tenminste een groot aantal, W chromosomen, dan zijn de ratten capuchons of kapratten. In de zwarte ratten zouden dan geen W chromosomen aanwezig zijn; in de kapratten minstens 10. Door kruising dezer twee uiterste vormen ontstaan dan natuurlijk alle overgangen als tusschenprodukten, die

0, 1, 2, 3 . . . . . 10 W-chromosomen bezitten en deze tusschenprodukten vormen de verschillende trappen van uitbreiding der witte vlekken, welke in de Iersche ratten te vinden zijn. Natuurlijk zijn weer de uiterste vormen het zeldzaamste; tegen 1 voortplantingscel zonder W chromosoom, zijn er 225 met 5 W-chromosomen bijv. Door dus aan te nemen, dat de factor voor witte huidteekening in ieder der chromosomen aanwezig kan zijn, krijgt ZIEGLER een verklaring voor de „variabiliteit” en de selectiemogelijkheid der Iersche ratten en tevens voor het zoo algemeen voorkomende verschijnsel van polymerie of homomerie, dat z. i. bij alle organismen met hooge chromosomengetallen een groote rol speelt.

Stelt men zich eenmaal op het standpunt der chromosomentheorie, dan is er tegen ZIEGLER's uitwerking weinig in te brengen; zoolang echter deze theorie zelf nog niet vollediger gefundeerd is en nog niet zoo volkomen aannemelijk is, als haar aanhangers op het voetspoor van MORGAN wel willen doen gelooven, zoolang blijft ook een verklaring der polymerie, als ZIEGLER die geeft hypothese, al is het dan ook interessante hypothese.

SIRKS.

## STERIELE SOORTSBASTAARDEN

door K. KUIPER JR.

Het mag bekend geacht worden, dat een der voornaamste oogmerken, waarom de heer R. HOUWINK HZN. te Meppel jarenlang op erfelijkheidsgebied experimenteerde, was: het onderzoeken van de onderlinge vruchtbaarheid van diersoorten, in verband met LÖTSY's kruisingstheorie.

Over de resultaten in den Meppelschen proeftuin verkregen, werd tot dusverre nog slechts weinig openbaar gemaakt, wat gezien den grooten opzet der proeven en de moeilijke oorlogsjaren, die achter ons liggen, geen verwondering zal wekken. KOOIMAN heeft onlangs een voorloopige mededeeling gedaan over enkele der proeven, die hoewel nog niet afgesloten, ten opzichte der vruchtbaarheid van soortsbastaarden, reeds tot een positief resultaat hadden geleid.

Voor de beoordeeling van de vraag of kruising van soorten, de voornaamste, zool niet de eenige factor van belang, in het evolutieproces, was, is en zal zijn, is kennis van den negatieven uitslag van soortskruisingen even belangrijk als van den positieven.

Terwijl ik op den voorgrond stel, bij deze gelegenheid alleen bouwsteen te willen aandragen, voor een mogelijke latere beoordeeling van de kruisingshypothese, en geen theoretische gevolgtrekkingen van welken aard ook wensch te maken, kan ik geredelijk voor het oogenblik de bereikte positieve resultaten buiten beschouwing laten en mij bepalen tot de bespreking der kruisingproeven die geen fertiele bastaarden geleverd hebben tot dusverre.

Deze proeven kan men natuurlijk verdeelen in twee kategoriën, t. w. die welke geenerlei bastaarden gaven, en die welke steriele  $F_1$  dieren produceerden.

Het is onnoodig er op te wijzen, dat negatieve resultaten nooit positieve kunnen omverwerpen. In de gevallen waarin HOUWINK



er niet in slaagde bastaarden te kweken, is daarmee de bestaans-onmogelijkheid daarvan niet bewezen.

Toe de eerste kategorie moeten wij bijv. rekenen, de kruisingen: Wolf  $\times$  Hond, Vos  $\times$  Hond, Jakhals  $\times$  Hond en Haas  $\times$  Wild Konijn. Dat b. v. de eerste kruising in den natuurstaat vruchtbaar is, staat wel vast. Terwijl wij er nog steeds niet in slaagden Wilde Haas, in gevangen staat met Wild Konijn te doen paren, bleken beide met Tamme Konijnen goed vruchtbaar te zijn. In zulke gevallen zijn dus vermoedelijk de ongewone omstandigheden afwijkende van die, waaronder de betreffende dieren plegen te paren, oorzaak van het uitblijven van nakroost Jammer genoeg zijn in een proeftuin, nog minder dan in een grooten dieren tuin, de omstandigheden aanwezig, die noodzakelijk zijn, om paring in gevangen staat te bewerken. Nauwgezette studie van de gewoonten der dieren kan vaak tot resultaat voeren. Zoo werd in Meppel eerst een  $F_1$  van Gallus furcatus  $\times$  G. bankiva verkregen, toen door het geven van een ruimen en hoogen uitloop, de Vorkstaarthaan gelegenheid had zijn eigenaardige paringsgewoonten in praktijk te brengen.

Het is echter niet mijne bedoeling thans meer over de biologie der proefdieren mede te deelen. Beperken wij ons dus tot de tweede kategorie proefnemingen.

Het is een bekend feit, dat de eerste generatie van kruisingen, de  $F_1$ , in vruchtbaarheid van de oorspronkelijke ouderrassen vaak sterk afwijkt. Dit verschijnsel treft men zoowel in het planten- als in het dierenrijk aan, en ondervindt sedert geruimen tijd de belangstelling der onderzoekers.

HAECKER heeft vermoed dat geheele steriliteit of verminderde fertiliteit haar oorzaak zou vinden in een abnormaal verloop der reductiedeelingsprocessen, waardoor de vorming der gameten moeilijkheden ondervond; daar echter niet bij alle bastaarden abnormale rijpingsverschijnselen werden aangetroffen, en anderzijds ook niet-hybriden verschijnselen van dubbelspoel-vorming vertoonen, schrijft men de steriliteit thans meer aan algemeen fysiologisch invloeden (giftwerkingen, storingen in het kernplasma) toe.

Op botanisch gebied is het vooral TISCHLER geweest, die de totale of partieele steriliteit van verschillende bastaarden cytologisch heeft onderzocht. Hier heeft het pollen veel vaker den invloed der bastaardeering ondervonden, dan de zaadknoppen.

Dierlijke bastaarden, in het bijzonder vogels, zijn vooral het studie object van POLL geweest. Hij kon aantonen dat de gametenvorming vroeger of later tot stilstand komt.

Op grond der uitkomsten van het mikroskopisch onderzoek van vogelbastaarden (in het bijzonder zangvogel-, eenden- en fasanten kruisingen), komt hij tot de conclusie dat de verschillende vormen van partiele en totale steriliteit, op het abnormaal verloop van verschillende stadien der spermiogenese zijn terug te voeren.

Onder *Toconothien* verstaat POLL, die bastaarden, wier spermievorming volkomen tot stand komt, daar de beide rijpingsmitosen doorgemaakt worden. De fertiliteit dezer bastaarden kan alleen nog maar door physiologische factoren beperkt of opgeheven worden.

*Steironothien* noemt hij de obligaats-steriele bastaarden. Hier is het trimitotisch (gerekend van af de spermiogonievorming) proces verworpen. Er heeft daar twee, een of geen rijpingsdeeling plaats.

POLL meent dan een lijstje te kunnen opstellen van opvolgende steriliteits gronden:

- 1°. Steriele *Toconothie*: b. v. Fasanten- en Vinken-bastaarden.
- 2°. Dimitotische *Steironothie*: b. v. *Netta rufina* (Pall)  $\times$  *Polionetta poecilorhyncha* (Forst).
- 3°. Monomitotische *Steironothie*: b. v. *Mareca sibilatrix* Poeppig  $\times$  *Dafila spinicauda* (Vieill).

- 4°. Apomitotische *Steironothie*: hypothetisch Eend  $\times$  Gans?

Naar gelang van de geslachtelijke affiniteit, onderscheidt hij dan Proto-, Deuto-, Trito-, Tetarto- en Pemptophyle verwantschap.

De graad van verworping der bastaards-geslachtsproducten is dan een maat voor de systematische verwantschap der gekruiste dieren. Hoe verder de soorten systematisch van elkaar verwijderd zijn, op des te vroeger stadium breekt de spermiogenese af. De Tetartophyle en Pemptophyle groepen zijn hypothetisch en sluiten de dieren resp. met apomitotische spermiogenese en absoluut zonder geslachtsorganen in.

Wij zullen straks zien, of POLL's zienswijze door mijn bevindingen bevestigd wordt.

Aangaande de oorzaak zelve tasten wij zooals gezegd min of meer in het duister. Toch is daarover in bepaalde gevallen reeds wat meer bekend geworden o. a. door de mededeelingen van

WODSEDALEK, betreffende de oorzaak der steriliteit van muil dieren.

Zooals men weet, gelden de kruisingen: Ezelin  $\times$  Hengst = Muilezel en Merrie  $\times$  Ezel = Muildier van oudsher in twee opzichten als klassieke voorbeelden, 1°. van het verschil tusschen reciproke bastaarden, 2°. van geheele onvruchtbaarheid der soortsbastaarden.

In den laatsten tijd heeft men beide kwesties opnieuw bestudeerd.

De eerste vraag ligt hier feitelijk buiten ons bestek; ik stip hier slechts aan, dat volgens GOLDSCHMIDT deze reciproke kruisingen in de Huisdierentuin te Halle volkomen gelijke  $F_1$  gaven, waaruit de gevolgtrekking te maken valt, dat de keuze der P-dieren, in dezen een rol speelt. Om deze reden worden hier te lande thans deze experimenten met fokzuivere dieren herhaald.

De steriliteits-vraag kan men ook nog niet als beslist beschouwen.

LLOYD-JONES beschreef voor enkele jaren een tweetal zeer betrouwbare gevallen, waarin  $\varnothing F_1$  dieren vruchtbaar waren gebleken.

Het eene betreft een  $\varnothing$  muilezel, die teruggekruist met een ezel twee jongen gaf, waarvan een in leven bleef, het tweede een muildier dat met een hengst gepaard een mannelijk veulen wierp.

Beide gevallen worden goed gedocumenteerd.

Tegenover deze feiten, die bewijzen dat bij Paard-ezel bastaarden, alleen van een sterk verminderde vruchtbaarheid kan gesproken worden, staan de mededeelingen o.a. van EWART, STEPHAN, IWANOFF en ten slotte WODSEDALEK aangaande de histologische en cytologische bevindingen bij de genitalia van paarden-bastaarden.

EWART rapporteert dat bij Zebroiden, bewegelijke spermatozoën ontbreken, alhoewel de dieren normaal springen. STEPHAN vond in Muildier testikels bijna geen tubuli seminiferi, terwijl er groote parenchymateuse woekeringen en nog andere ongewone verschijnselen aanwezig waren.

IWANOFF, wiens publicaties over dier-bastaarden wel het meest de aandacht trokken, onderzocht o.a. het sperma van Zebroiden en de histologische structuur van muil diertestes. De eerste geven een ejaculaat waarin alle spermatozoën ontbreken, echter talrijke glasachtige ronde lichaampjes aanwezig zijn. Ook andere onderzoekers vermelden het bestaan daarvan; of ze de spermatozoën vervangen, zooals beweerd wordt, is intusschen nog een open vraag.

De resultaten van het onderzoek der muilherentestes waren: tubuli van geringe doorsnede, als bij een jongen onvolgroeiden hengst,

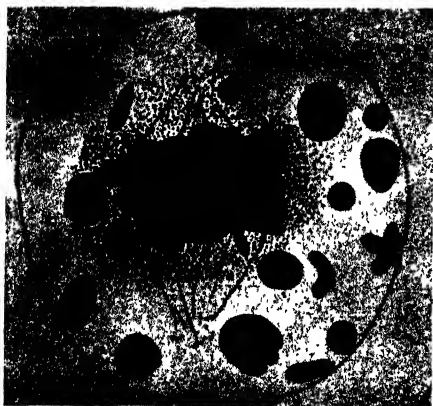


Fig. 1. Laat prophase stadium van primaire spermatocyte bij het muildier na partieele synapsis (naar WODSEDALEK.)

in de tubuli veel leucocyten (degeneratieve processen?) voorts veel parenchym en interstitieel weefsel, waaraan overeenkomstig de veelal gehuldigde opvatting, de secundaire geslachtskenmerken en de geslachtsdrift der dieren worden toegeschreven <sup>1)</sup>.

Tot gelijksoortige resultaten is WHITEHEAD gekomen. Hij vergelijkt de muil-diertestes bij die van paarden met kryptorchisme

Verder nog komen we door de onderzoekingen van WODSEDALEK. Eerstens stelde hij het haploide chromosomen aantal bij het paard vast op 19. Dat van de ezel is 32 of 33. Zodoende heeft de bastaard dezer twee somatisch: 51 in het ♂ en 52 in het ♀ geslacht. Ondanks dit grootte verschil tusschen de ouders ontwikkelt de bastaard zich normaal. Moeilijkheden treden pas op als geslachtelijke rijpheid intreedt. Bij het ontstaan van de spermatiden uit de spermatocyte als normaliter de homologe chromosomen paren vormen en vervolgens uiteengaan, treedt een hopelooze verwarring in, zooals die in fig 1 en 2 is afgebeeld, welke het te

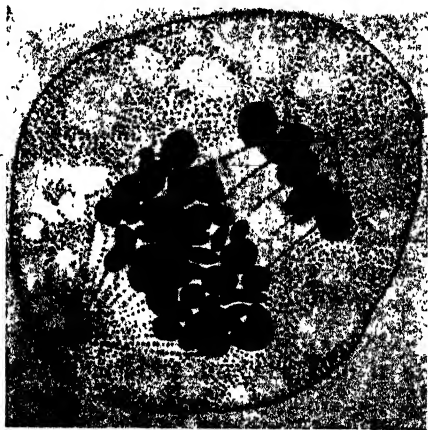


Fig. 2. Primaire spermatocyte van het muildier met onregelmatige chromosomenverdeling (naar WODSEDALEK.)

1) Miss BORING kon voor vogels deze opvatting niet bevestigen. (Zie samenvatting).

gronde gaan der betreffende cellen tengevolge heeft. Men is natuurlijk geneigd op grond dezer bevindingen de mogelijkheid dat muildieren vruchtbaar zouden kunnen zijn, te ontkennen, maar



Fig. 3. Degenereerende geslachtscel van het muildier naar WODSEDALEK.

we moeten niet uit het oog verliezen dat de verwarring hier geen strikt regelmatig karakterhoeft te dragen, zoodat af en toe wellicht levensvatbaar sperma gevonden wordt. Bovendien kan men zich denken dat in het ovarium misschien de toestand eenigszins anders is. Het mikroskopisch onderzoek geschiedde n.l. bij mannelijke dieren, terwijl

de veronderstelde vruchtbare dieren juist wijfjes waren.

Ik heb de kwestie der muildier- en muilezel-steriliteit wat uitvoeriger besproken, omdat deze kwestie m.i. door publicaties der laatste jaren in een eenigszins ander licht was gekomen, en we hier het meest klassieke voorbeeld van onvruchtbaarheid bij soortsbastaarden voor ons hadden.

Van verdere cytologische bijzonderheden, over de genitalia van andere bastaarden beschreven, wil ik thans geen melding maken, aangezien daarover vermoedelijk binnenkort, naar aanleiding van het mikroskopisch onderzoek van ons materiaal door Mejuffrouw VAN HERWERDEN, uitvoeriger zal worden behandeld.

Voor 't oogenblik wil ik slechts een en ander mededeelen, omtrent de steriele bastaarden die in den proeftuin te Meppel voorkwamen, en de morphologische bevindingen bij de autopsie dezer dieren.

De hier beschreven gevallen hebben alle betrekking op vogels.

*Zangvogels.* Van de verschillende kruisingen met Kanaries, die in den loop der jaren door den heer HOUWINK werden nagegaan, werd slechts aangehouden een  $F_1$  verkregen van Putter (*Fringilla*

*carduelis*) × gele Kanarie (*Serinus canarius*) en van Sijs (*Fringilla spinus*) × gele Kanarie (*Serinus canarius*).

In vroegere jaren zijn in den proeftuin ook nog aanwezig geweest  $F_1$  bastaarden van Kanarie ♀ met Kneu en Girlits ♂. Verschillende andere paringen gaven geen resultaat. De  $F_1$  dieren werden zonder succes met de ouders teruggespaard.

Putter-Kanaries hebben in den proeftuin er 15 geleefd. Ze waren bruin in kop en rug, zwart met grijs in staart en vleugels, wat geel in de slagpennen, schouder en borst groengeel. Rondom den snavel was in meerdere of mindere mate de roode vlek van den Putter aanwezig. Secundaire geslachtskenmerken konden niet worden vastgesteld. De vier in 1920 nog levende bastaarden werden gedood en onderzocht. Bij drie dezer dieren was de roode kopvlek duidelijker dan bij de vierde, van deze eerste had echter één een kleiner kop dan de anderen. Uiterlijk zou men geneigd zijn te verdeelen 3 ♂, 1 ♀.

Twee der Putter-Kanaries bezaten normaal uitzienende testikels met normaal gelegen vasa deferentia. Kleine testikeldeelen terstond na den dood in verwarmde Locke'sche vloeistof onder het mikroskoop gebracht, gaven geen bewegende spermatozoën te zien. De twee andere dieren misten volkomen elk spoor van genitaliën. Ook van afvoergangen was niets te bespeuren. Zij waren dus volstrekt geslachtloos. Dat deze dieren nimmer eieren gelegd hebben, behoeft dus geen verwondering te wekken. — Paring werd nimmer waargenomen.

Sijs-Kanaries zijn er 6 geboren. Ik heb er slechts twee in leven gekend, die gelijk grijsgroen waren, dus min of meer tusschen de oorspronkelijke wilde kanarie en de sijs instonden. Geen van beiden legde ooit Paring werd nimmer opgemerkt. Bij obductie bleken beide dieren volkomen verstoken van geslachtsorganen. Ook de afvoerkanalen waren niet ontwikkeld.

*Duiven.* Kruisingen waren verricht van: Wilde Tortel (*Turtur auritus*) en Oost-Indische Tortel met Lachduif (*Turtur risorius*). Alleen van de eerste kruising werd een  $F_1$  verkregen. Vier dieren werden onderzocht (1—3). Ze waren intermediair gekleurd (donkerder dan de lachduif). Makroskopisch waren zoowel de testes als de ovaria normaal ontwikkeld. Echter konden geen levende spermatozoën worden aangetoond.

**Eenden.** De proeftuin beschikte over 6  $F_1$  dieren, gesproten uit Bahama eend ♀ (*Poicilonetta bahamensis*) × Carolina eend ♂ (*Lampronessa sponsa*). Uiterlijk geleken de dieren in hun gelijkmatig



Fig. 4. *Poicilonetta bahamensis* ♀ en *Lampronessa sponsa* ♂ P-dieren.

bruin vederkleed meer op Bahama's dan op Carolina's. Secundaire geslachtskenmerken waren gering. Bij drie dieren was iets van de blauwe kuif der Carolinamannetjes te zien. Ze waren wat grooter en de staart was hier ook iets langer. Overigens waren alle dieren volkomen gelijk. Vijf dieren werden geobduceerd, uiterlijk beoordeeld



Fig. 5. *Poicilonetta bahamensis* ♀ × *Lampronessa sponsa* ♂  $F_1$  dieren.

3—2. Bij deze bastaarden trad de grootst mogelijke verscheidenheid ten opzichte van de ontwikkeling der geslachtsorganen te voorschijn. Slechts 1 ♂ bleek twee volslagen en normaal uitzierende testikels te bezitten. Dit was het eenige dier, waarvan wel eens pogingen tot paring waren opgemerkt. Testikeldeelen onder het mikroskoop gebracht in Locke van 38° C. gaven echter geen bewegende sper-

matozoën te zien. Ik meen zelfs geen doode, welke bij andere steriele bastaarden vermoedelijk wel aanwezig waren. Zekerheid dienaangaande kan ons echter slechts het nader cytologisch onderzoek geven.

De twee andere als mannetjes beschouwde dieren, bleken geheel verstoken van testikels en afvoerkanalen. Van de wijfjes bezat het eene exemplaar ter plaatse waar het ovarium behoort te liggen een weefsel dat ik voor een gedegenereerd ovarium houd, tot mij het nader onderzoek wellicht beter inlicht. Bij dit dier, kon ik geen oviduct ontdekken. Juist omgekeerd was de toestand bij het andere wijfje. Hier was de oviduct met het ostium tubae normaal voor handen, maar van een ovarium was geen spoor te ontdekken.

*Ganzen.* Volkomen steriel bleven jaren achtereen ook de  $F_1$  bastaarden van Canadeesche gans ♀ (*Branta canadensis* L. ×



Fig. 6. *Branta canadensis* ♀ × *Cygnopsis cygnoides* ♂  $F_1$  dieren.

Knobbelgans ♂ (*Cygnopsis cygnoides* L.) die in 1913 geboren waren, en in 1917 den heer HOUWINK welwillend door den Directeur van Artis voor zijn proeven werden afgestaan.

Tegenover de steriliteit dezer bastaarden, staat de, zij 't ook geringe, vruchtbaarheid der bastaarden van Sneeuwgans ♀ (*Anser hyperboreus* Pallas) × Canadeesche gans ♂ (*Branta Canadensis* L.), waarvan 2—2 dieren geboren 1912 eveneens door Artis in bruikleen werden



afgestaan. Te Meppel werd daaruit geboren 1 levende  $F_2$ , terwijl 3 kuikens dood in de dop bleven zitten.

De onderzochte  $F_1$  dieren Knobbelgans — Canadeesche gans — bleken uiterlijk geheel normale genitaliën te bezitten. In de testes waren talrijke spermatozoën aanwezig, die echter ofschoon onder de bovengenoemde voorzorgen bestudeerd, geenerlei bewegingen vertoonden.

#### Conclusies.

Tot zoover mijne aantekeningen betreffende de morphologische bevindingen bij de steriele bastaarden uit 's heeren HOUWINK's proeftuin. Wat leeren zij ons reeds thans, in afwachting van verder cytologisch onderzoek?

1°. Steriliteit kan een gevolg zijn van physiologische en van morphologische omstandigheden (conform POLL). De morphologische afwijkingen zijn niet beperkt tot de spermiogenese. In meerdere gevallen bleken de bastaarden in 't geheel geen genitaliën te bezitten. (Pemptophyle Trap van Poll).

2°. De heele indeeling van POLL verliest echter haar waarde, doordat bij ééne kruising zeer verschillende stadiën van geslachtelijke degeneratie werden gevonden (goed ontwikkelde testes — totale afwezigheid daarvan bij verschillende  $F_1$  dieren der zelfde kruising).

3°. De ontwikkeling van secundaire geslachtskenmerken behoeft niet afhankelijk te zijn van het interstitieele weefsel der testikels; want dieren die uiterlijk als mannelijk werden gedetermineerd, bleken deels wel testikels, deels absoluut geen geslachtsorganen te bezitten.

4°. De geslachtlooze dieren onderscheiden zich noch in uiterlijk, noch in grootte van de geslachtelijke, er had dus geen luxurieeren plaats.

#### Summary.

In cross-breeding animals of various allied Linnean species, Mr. HOUWINK of Meppel found some to give a fertile offspring, others to give a sterile  $F_1$  or no offspring at all. The sterile hybrids were all birds, e. g.

*Serinus canarius* × *Fringilla carduelis*

*Serinus canarius* × *Fringilla spinus*

*Turtur risorius* × *Turtur auritus*

*Poicilonetta bahamensis* × *Lampronessa sponsa*

*Branta canadensis* × *Cygnopsis cygnoides*

♀

♂

All these animals, which were sterile during many years, while most of them did not even mate at all, and gave no results when crossed-back with their parents, were examined as to the cause of their sterility.

In this paper an account is given, of the morphological results only, the cytological data will be communicated within a short time.

It was found that sterility of hybrids can be brought about in different ways. The genitalia of the examined birds showed various conditions of development and degeneration. Some of them looked quite normal to the naked eye, but appeared to want motile spermatozooids. At the other extreme, animals were found, absolutely devoid of testes resp. of ovarium. Between these extremes several degrees of development were found in one and the same cross

POLL's opinion as to the relation between systematic affinity of two species and the degree of sexual development of their hybrids, proved to be erroneous.

We failed to find evidence, in support of the view, that the interstitial tissue of the testis is responsible for secondary sex characters, (so far as the tuft of male Carolina-ducks was to be seen, though very little, with the asexual hybrids as well as with the male one.)

#### LITERATUUR.

- BAUR, E. Bastardierung in Handwörterb. der Naturwissenschaften Bd. I.  
 GOLDSCHMIDT, R. Einführung in die Vererbungswissenschaft, 2e Aufl.  
 GUYER, M. Spermatogenesis of Normal and Hybrid Pigeons, Univ. Cincinnati Bull 22  
 HAECKER, V. Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb. Suppl. VII 1904.  
 HAECKER, V. Allgemeine Vererbungslehre 1e. Aufl. 1911.  
 IWANOFF, E. Untersuchungen über die Ursachen der Unfruchtbarkeit von Zebroiden Biol. Centralbl. XXV. 1905.  
 JOHANNSEN, W. Elemente der exakten Erblichkeitslehre 2e Aufl. 1913.  
 KOOLMAN, H. N., Over de beteekenis van het kruisen van individuen, behoorend tot verschillende Linné'sche soorten, voor het ontstaan onzer huisdieren. Ardea 1918.  
 LLOYD-JONES, O., Mules that breed. Journal of Heredity Vol. VII n°. 11. 1916, (hieruit geciteerd: MISS BORING, EWART, STEPHAN en WHITEHEAD.  
 POLL, H., Mischlungstudien. Sitzber. der Ges. Naturf. Sid. Berlin, 1907—1908.  
 TISCHLER, G., Zellstudien an sterielen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellf. 1er Bd. 1908.  
 WODSEDALEK, J. E., Causes of Sterility in the Mule. Biol Bulletin XXX. 1916. (Ingezonden: 15 Juni 1920).

## KRUISING VAN YERSEY MET ZWARTBONT VEE

door Dr. G. M. v. D. PLANK.

Mededeeling uit het Instituut voor Zoötechniek der Veeartsenijkundige Hooge School, beheerder Prof. Dr. H. M. KROON.

In afl. 2 Deel II van *Genetica* komt in het artikel van K. KUIPER naar experimenten van R. HOUWINK HZN. over kleur en teekening bij runderen, een mededeeling voor die niet geheel overeenstemt met resultaten door ons bij dergelijke kruisingen verkregen.

De schrijver deelt namelijk mede dat door den Heer B. WILTON te Rotterdam kruisingsproeven zijn uitgevoerd met zwartbonten en Yersey's. Alle F<sub>1</sub> dieren waren min of meer gevlekt.

Wij hebben in den stal van bovengenoemd instituut de ervaring opgedaan dat juist de witte afteekeningen tot een minimum beperkt blijven. Een zestal nakomelingen van een Yersey-koe, welke afwisselend werd gedekt door een zwartbonte en een zwartblaard stier waren alleen *éénkleurig* op een kleine witte afteekening aan den buik na.

De kalveren waren een tintje donkerder bruin dan de typische Yersey-kleur en misten de lichte ring om mond en neusspiegel, die kenmerkend is voor de Yersey's.

Een aangehouden nakomeling Yersey × Zwartbont is tot nu toe, ondanks herhaalde dekkingen, helaas niet drachtig gebleken.

Zeer terecht wordt door KUIPER verder opgemerkt: „zuivere experimenteele gegevens omtrent erfelijkheidsvraagstukken zullen wel altijd een vrome wensch blijven. . .”; wij ook moesten ons beperken in het aanhouden der nakomelingen wegens de groote kosten die dergelijke proefnemingen meebrengen.

(Ingezonden 13 Juli 1920).

## ONZE CONSTITUTIE

door A. M. BENDERS.

De beteekenis van het reageerend orgaan en van den prikkel, die de reactie uitlokt, van ons lichaam en van den aetiologischen factor in het proces, dat we ziekte noemen, is in den loop der tijden verschillend hoog aangeslagen.

In oude tijden personifieerde de mensch het leed, dat hem overkwam, ook als het in den vorm van ziekte optrad; de ziekte was een werk van daemonen of een straf der goden. De beteekenis van het lichaam was bij deze opvatting nul, die van den aetiologischen factor  $\infty$ . Tot voor betrekkelijk korten tijd was ook in de z. g. beschaafde landen, en met name ten aanzien van geesteslijden, genoemde opvatting nog niet algemeen verlaten, bij onbeschaafde volken bestaat zij nog voort.

Het andere uiterste: de beteekenis van het lichaam bijna  $\infty$  in verhouding tot het uitlokkend moment, was een uitvloeisel der krasenleer, welke HIPPOKRATES heeft geleeraard en die door GALENUS is overgenomen. De juiste menging (*krasis*) der vier cardinale lichaamsvochten: slijm, bloed, gal en zwarte gal (de laatste in sommige hippokratische geschriften vervangen door het water) was voorwaarde voor de gezondheid; stoornis in de menging gaf de ziekte (*dyskrasie*), welke stoornis door een kokingsproces (*febris*) weer kon worden opgeheven.

Een uitvloeisel van de vochtenleer was, dat het lichaam als geheel voor de ziekelijke reactie verantwoordelijk werd gesteld en eenvoudig van een zwakke en eene sterke constitutie werd gesproken. Ook HIPPOKRATES deed dit, maar wees in verband met constitutiezwakke toch al op verandering van organen en stoornis in de functie daarvan<sup>1</sup>).

---

1) HIPPOKRATES zelf hechtte blijkbaar aan de vochtenleer geen overmatig gewicht. Hij zegt: „Als anderen betere verklaringen kunnen geven, is het mij goed, over zulke aangelegenheden toont men slechts de vaardigheid van zijn tong.”

Zelfs meende hij — en deze uitspraak heeft thans nog onverminderd recht van bestaan — dat het wezen van het menschelijk organisme slechts a posteriori, uit het effect der inwerking van uitwendige invloeden kon worden gekend.

De geweldige invloed, dien de Galenische leerstellingen eeuwen lang op het geneeskundig denken hebben gehad<sup>1)</sup> is ook thans nog terug te vinden; bij de leeken, en ook nog wel bij een deel der geneeskundigen misschien, geldt het gestel als een eenheid, moge dan ook al de voorstelling, die men er zich van maakt, wat vaag zijn.

Toen de humoraal-pathologie meer en meer voor de orgaan-pathologie moest wijken, kwamen tevens de eenheid der constitutie en daarmee de constitutioneele ziekten in de knel en een groote slag werd aan die eenheid toegebracht door de cellulaire pathologie van VIRCHOW, die als zijn oordeel uitsprak: „Eine wirkliche Einheit ist nur im Ei und im Bewusstsein vorhanden. . . . wenn es sich darum handelt die Sachen zu verstehen, den Hergang zu begreifen, dann bleibt nichts anderes übrig als auf die Elementarbestandteile zurück zu gehen . . . . d. h. für die Biologen die Zelle.”

En in 1894 sprak hij op het congres te Rome als volgt: „Sollte einer der Anwesenden in einer verborgenen Falte seines Gehirns noch die Erinnerung an Universalkrankheiten bewahren, so wird er bei einiger Ueberlegung bald finden, das in jedem kranken Menschen ein beträchtlicher, ja in der Regel überwiegender Anteil des gesunden Lebens bestehen bleibt und dass das Kranke oder gar Tote nur einen Teil des Körpers bildet. Wer das nicht begreift, mit dem ist über Pathologie im Sinne der Naturwissenschaft nicht zu reden.”

VIRCHOW rekende daarmee met het constitutiebegrip in bovengenoemden zin af en bracht alles terug tot aandoening van organen en wel van de cellen ervan.

Wij zullen in het verdere van dit opstel zien, dat daarmee het laatste woord nog niet gesproken is, maar dat we nog verder moeten gaan.

De constitutie, de beteekenis van het gestel in het ontstaan van

1) Zelfs STRÜPFELL spreekt nog in den eersten druk van zijn bekend leerboek over de anomalieën van het bloed en van de stofwisseling als van constitutioneele ziekten, niet te brengen onder de eigenlijke orgaanpathologie.

ziekten, werd op den achtergrond gedrongen, toen de bacteriologie haar intree ging doen en de oude voorstelling van de overwegende beteekenis van den aetiologischen factor in een nieuw gewaad zich opnieuw ging baanbreken. Bacteriën en ziekten werden geïdentificeerd, de beteekenis van het reageerend orgaan trad op den achtergrond.

Het moge op het eerste gezicht bevreemdend schijnen, maar een feit is het, dat ook ten aanzien van niet-bacterieele ziekten de bacteriologie soortgelijke gevolgen had: de beteekenis van den uitwendigen factor werd overheerschend, aan het gestel van den zieke werd weinig aandacht geschonken. Dat is niet overal zoo gegaan b.v. in Frankrijk niet, waar de diathesenleer steeds bleef aangehangen en ook door practici elders niet, die door langdurige praktijk in éénzelfde plaats en in meer dan één generatie de families kenden, wier leden zij behandelden. Ook niet door de psychiaters, die in hunne vragenstaten aan erfelijke momenten een aantal vragen hebben gewijd en voor wie de uitspraak van TRÉLAT: „l'hérédité est la cause des causes” nog weinig van haar oorspronkelijk gewicht heeft ingeboet.

Het moet ons eigenlijk verwonderen, dat de bacteriologie een zoo grooten invloed kon hebben ten nadeele van het constitutie-probleem, dat de tijd heeft bestaan, waarin als het ware alle menschelijke individuen als gelijkwaardige voedingsbodems voor de daarin geraakte bacteriën werden beschouwd en dat later, toen meer aandacht werd geschonken aan de verschillen in reactie der verschillende individuen, de oorzaak dezer verschillen meer werd gezocht in de constitutie der bacterie dan in de constitutie van haren gastheer.

Toch waren al langen tijd feiten bekend, die op de beteekenis van het gestel van den laatste wezen. Zoo wist men b.v., dat de typhusbacil slechts abdominaal typhus veroorzaakt alléén in het lichaam van den mensch en dat zij dieren wel septisch, maar niet typhus kan maken, dat het Algerijnsche schaap constitutioneel onvatbaar is voor miltvuurbesmetting e.a. meer.

Later is het aantal analoge gevallen aanmerkelijk uitgebreid. De bruine rioolrat is slecht bestand tegen eene besmetting met paratyphusbacillen, de gewone huisrat is daarvoor onvatbaar; dieren zijn onvatbaar voor de malaria van den mensch.

Ook de later ontdekte gezonde bacillendragers, het eenvoudige feit, dat tijdens eene pandemische besmetting als bij influenza voor-

komt, toch altijd nog maar een gedeelte van de menschheid ziek wordt, de omstandigheid, dat gewoonlijk niet-pathogene parasieten bij een deel der individuen ziekte kunnen veroorzaken (b.v. bacterium coli) zijn evenzoovele aanwijzingen voor de beteekenis van den constitutioneele factor.

Volgens ESCHERICH is de scrophulose eene constitutioneel-bacterieele ziekte; PONCET en MENZER zijn van dezelfde opvatting ten aanzien der psoriasis.

De bedoeling van het bovenvermelde was om te doen uitkomen, dat ook de parasitaire ziekten onze aandacht voor den invloed van het gestel vragen. Ik wil er echter terstond bijvoegen, dat de parasitaire prikkel niet de meest aanbevelenswaardige is om den aard van het reageerend orgaan te bepalen, omdat die prikkel een levende d.w.z. eene variabele grootheid is en gelijke reacties geen gelijkheid der reagerende lichamen behoeven te beteekenen.

Een paar onderzoekingen, waarin met parasieten is geëxperimenteerd, zal ik later nog vermelden.

Het is noodig, dat wij, alvorens verder te gaan, ons eerst de vraag voorleggen wat wij onder constitutie wenschen te verstaan. Ik zeg opzettelijk *wenschen* te verstaan, omdat wij keus hebben.

MARTIUS, een der eersten, die over het vraagstuk der constitutie heeft geschreven, heeft het begrip niet scherp omlijnd. Volgens hem wil het begrip gestel alleen uitdrukken, dat — behalve de ziekteoorzaak, de pathologische prikkel, het uitlokkend moment of hoe men het noemen wil — nog een bijzonder geaard, organisch wezen noodig is, welks specifieke reactie op den prikkel het proces voorstelt, dat we ziekte noemen.

De geaardheid kan zoowel algemeen variabel d.w.z. verschillend zijn naar de soort alsook binnen dezelfde soort groote individuele verschillen vertoonen.

Bekend is de beteekenis van het ras voor het ontstaan van het intermitterend hinken, van de suikerziekte, van de amaurotische idiotie van Tay-Sachs. LINOSSIER en ROQUE vonden de assimilatiegrens voor suiker<sup>1)</sup> (het onderzoek betrof gezonde personen) bij den een 7 maal zoo hoog als bij den ander. De uitscheidingsduur van een gift suiker is meestal niet grooter dan 6 uren, echter komen

1) Hoeveelheid suiker, die nog juist geen alimentaire glucosurie geeft.

menschen voor, die nog dagen lang (tot 32 toe: KAWACHI) suiker blijven uitscheiden.

Zijne ruime omgrenzing van het begrip is oorzaak, dat MARTIUS het woord constitutie in verschillenden zin gebruikt, meestal echter in dien van diathese, dispositie, Krankheitsbereitschaft.

LUBARSCH beschouwt als constitutie die geaardheid van het organisme, welke de wijze van reactie op prikkels bepaalt, als dispositie daarentegen de geaardheid van het organisme, welke het aan uitwendige invloeden mogelijk maakt om als prikkels te gaan werken. Hij noemt hier als voorbeeld de scrophuleuse constitutie; de dispositie veroorlooft den tuberkelbaci om vat te krijgen, de constitutie bepaalt, dat de patient scrophulose krijgt. Als constitutioneel begrip moet ook worden beschouwd de exsudatieve diathese van CZERNY, daarin zich uitend, dat op prikkels, die bij het meeren-deel der menschen zonder of zonder noemenswaard effect blijven, met sterke ontstekingsverschijnselen wordt gereageerd.

Het komt mij voor, dat de definitie van LUBARSCH als de juiste moet worden aanvaard en wij zullen zien, dat de begrippen constitutie en dispositie elkaar in vele gevallen werkelijk dekken. Wij moeten daarbij niet — en wel om de reeds vroeger genoemde reden — in de eerste plaats letten op de reactie op bacteriële prikkels, maar op die ziekten, welke ontstaan onder invloed van physiologische prikkels b.v. door de normale stofwisseling: de verbruiksziekten van EDINGER, de abiotrophien van GOWERS.

Meeningsverschil met betrekking tot het constitutiebegrip bestaat verder ten aanzien van het antwoord op de vraag: is de constitutie aangeboren of kan zij ook verkregen worden? Noemen wij, zooals boven is geschied, constitutie de geaardheid van het lichaam, welke de wijze van reactie bepaalt, dan bestaat geen bezwaar om ook een verkregen constitutie bestaanbaar te achten, m. a. w. eene gewijzigde constitutie als eene nieuwe te beschouwen. Dit is dan ook door sommigen geschied o.a. door MARTIUS, LUBARSCH en HIJMAN VAN DEN BERGH. Door anderen wordt alleen die geaardheid van het organisme als constitutie beschouwd, welke bij de geboorte bestaat, z.g. aangeboren is. Reeds HIPPOKRATES beschouwde de constitutie als aangeboren en tijdens het leven niet vatbaar voor noemenswaardige wijziging. Deze meening hield nauw verband met zijne humoraal-pathologische inzichten, volgens welke verande-



ringen in de menging der lichaamsvochten *ziekten*, d.w.z. geen nieuwe evenwichtstoestanden van blijvenden aard veroorzaakten.

Het meest ingeperkt is het begrip constitutie door TANDLER, die alleen het erfelijk verkregene constitutie noemt en de tijdens het (ook intrauterine) leven veranderde: *conditie*. De omschrijving van TANDLER wordt ook door anderen, b.v. door HART gevolgd en het is wel geen toeval, dat zij, die algemeen-biologische neigingen hebben, het meest voor TANDLER's definitie gevoelen. Met eene veranderlijke constitutie toch is het voor den bioloog moeilijk opereeren; beperkt men daarentegen het begrip gestel tot het erfelijk verkregene, dan wordt de constitutieleer erfelijkheidsleer of — zooals MARTIUS het uitdrukt — tegelijk grondpijler en sluitsteen der erfelijkheidsleer.

Ook HIJMANS VAN DEN BERGH acht bij de versmelting der twee kiemcellen het lot van iederen mensch bepaald, evenwel binnen zekere grenzen. Dit laatste echter zal ook door den heftigsten erfelijkheidsfanaticus niet worden ontkend, „het onafwendbare heeft zijne grenzen” en, of een aanleg zich manifesteren zal, hangt niet alleen af van de sterkte van dien aanleg, maar ook van de grootte van den prikkel. Intusschen, hoe krachtiger de aanleg, des te kleiner zal de prikkel behoeven te zijn om de corresponderende reactie te geven m. a. w. de manifestatie uit te lokken. Dit geldt evenzeer voor den foutieven aanleg, hoe grooter de fout des te geringer de mogelijkheid om de manifestatie van die fout af te wenden.

Al vereenzelvigen wij nu met TANDLER, HART e. a. het constitutieprobleem met het aanlegprobleem, dan hebben wij toch voorhands nog geen ander middel om aanlegfouten, die ten grondslag liggen aan ziekelijke afwijkingen, welke in den loop van het leven optreden, te leeren kennen dan uit de reactie zelfe, d.w.z. wij hebben te dien opzichte sedert den tijd van HIPPOKRATES nog geen noemenswaardige vorderingen gemaakt.

Wij zijn er nog ver van af om duidelijk zich demonstreerende correlaties te kennen, d.w.z. aan bijkomende kenmerken van het individu te kunnen uitmaken welke zwakke Anlagen in hem bevat zijn vóórdát de zwakte zich heeft geopenbaard. Wanneer wij — zooals thans nog vrij algemeen geschiedt — onze erfactoren plaatsen in de chromosomen, de correlatie afhankelijk maken van

plaatsing in eenzelfde chromosoom en dan bedenken, dat de mensch er 24 bezit, zal het ons niet verwonderen, dat het localiseeren der menschelijke factoren meer moeite zal geven dan die der bananenvlieg, welke MORGAN tot 4 groepen kon brengen overeenkomstig het aantal chromosomen bij dit dier.

Verschillende pogingen om bepaalde Anlagen (en ook fouten daarin) te koppelen aan een bepaalden *habitus* kunnen nog niet als voldoende geslaagd worden beschouwd en waar wij zoo'n *habitus* goed meenen te onderkennen (ik wijs b.v. op den *habitus apoplecticus*), rijst altijd nog de vraag: hebben wij hier correlatie of coëffect?

Moge de door ons aanvaarde definitie van het gestel voor den geneesheer niet veel meer practisch nut afwerpen, dan dat zij hem — bij voldoende bekendheid met de familie — de kans op het bestaan van bepaalde „zwakke plekken” in de constitutie zijner patiënten, van bepaalde disposities voor oogen houdt, die definitie wekt ons op om een ander doel na te streven n.l. de reacties, welke de geneeskundigen in den vorm van ziekten onder de oogen krijgen, dienstbaar te maken aan het verkrijgen van een dieper inzicht in den bouw van ons organisme. Wij zullen dan kunnen zien, dat de ziekelijke reacties in staat zijne eene aanvulling te geven van wat het onderzoek van de lotgevallen van normale kenmerken heeft geleerd en ervaren, dat de natuur op pathologisch gebied op even subtiële wijze te werk gaat als zij op het terrein van het normale pleegt te doen.

De bedoelde reacties hebben wij in onze erfelijke ziekten<sup>1)</sup>. In onze erfelijke ziekten toch hebben wij met zekerheid reacties te zien van een organisme, dat reeds *ab ovo* den aanleg tot het abnormale reactietype in zich draagt, welk ongewoon reactietype potentieel reeds in zijne erfactoren is neergelegd.

Bovendien gaan wij vermoedelijk niet te ver, wanneer wij veronderstellen, dat voor het onderzoek der menschelijke constitutie de zieke mensch meer materiaal heeft opgeleverd dan de gezonde. Want ook al zijn bij den gezonden erfelijke kenmerken gevolgd, toch is het aantal dier onderzochte kenmerken niet groot te noemen. Het gebonden zijn aan het kiemplasma is b. v. vastgesteld voor de

1) Onder erfelijke ziekten vatten wij de direct overerfelijke („dominante”) en de familiäre („recessieve”) samen.

pigmentatie van de huid en van de haren, voor den vorm van het hoofd, voor de kleur der oogen, voor den vorm van het haar en enkele andere meer en zelfs (reeds door GALTON) voor karakter-eigenschappen. Ook enkele semi-pathologische kenmerken (b. v. het vroegtijdig grijs worden der haren — plaatselijk of algemeen —, de vroegtijdige kaalhoofdigheid, myopie, presbyopie, strabismus, convergens en divergens) zijn als erfelijke hoedanigheden herkend en, laat ik er terstond bijvoegen, gebonden gebleken aan niet onverbreekbaar met het kiemplasma vereenigde, d. w. z. mendelende factoren. Dit nu is niet zoo bijzonder, want het gaat er meer en meer naar uitzien, dat de losse band met het kiemplasma, het mendelend karakter aan den aanleg van al onze kenmerken eigen is. Ook onze lichaamslengte is in ons kiemplasma neergelegd, zij het dan ook, dat de betreffende factoren slechts de uitersten bepalen van een onder invloed van uitwendige omstandigheden (als b. v. voeding) ontstane fluctueerende kromme. In 1916 heb ik op grond dezer opvatting een, naar ik meen bevredigende, verklaring kunnen geven van het feit, dat sedert ongeveer 1860 de lichaamslengte der bevolking van ons land steeds is toegenomen na van — op zijn laatst — 1820 af, steeds dalende te zijn geweest.

Het schijnt mij wenschelijk toe, ook met het oog op wat later onze aandacht zal verdienen, om thans een aantal erfelijke aandoeningen te noemen. Eene classificatie volgens één bepaald beginsel geeft, mede door onze gebrekkige kennis, niet te overwinnen moeilijkheden; zoover het ging heb ik localisatie, hetzij volgens het orgaan, hetzij naar het orgaanstelsel bij de indeeling laten gelden. Ofschoon niet vallend in het buiten-normale, wil ik hier als erfelijk kenmerk ook noemen: tweelinggeboorten.

Tot abnormale kenmerken dan behooren:

Monodactylie, polydactylie, brachydactylie, afwijkingen in den stand der vingerkootjes, de kromme pink, stijfheid in het metacarpophalangeaalgewricht van den duim, congenitale contractuur van de buigpezen der vingers, ankylose van het gewricht der eindphalangen, tijdens het leven optredende contractuur van den ringvinger van beide handen, klompvoet, acromegalie.

Halsrib.

Het ontbreken van zweetklieren, hyperkeratose, tylosis palmaris et plantaris, xeroderma pigmentosum, omschreven vluchtig oedeem,

chronisch oedeem, trophoneurose der beenen (= erfelijke hydromyelië?), psoriasis(?),

Atrophie van de oogzenuw (Leber'sche e. a. vormen), retinitis pigmentosa, nachtblindheid, daltonisme, astigmatisme (erfelijk tot zelfs in de richting der hoofdassen), macula-degeneratie (verschillende vormen, b. v. de aangeboren en de praeseniële vorm), nystagmus (al of niet in combinatie met andere afwijkingen), blauwe sclerae (met andere afwijkingen als b. v. fragilitas ossea), congenitale ptosis, congenitale ophthalmoplegia externa.

Aangeboren doofstomheid, verkregen (progressieve) doofheid met verschillende genese.

Anosmie.

Hartziekten (zoowel klepgebreken als sclerose der coronairarteriën en als sclerose van het ostium aorticum), vroegtijdige apoplexiën, gangraen, haemophilie.

Nephritis (met name schrompelnier), alkaptonurie, cystineurie, diabetes mellitus, obesitas, jicht, congenitale icterus.

Achondroplasie, osteodystrophie, exostosen.

Myotonie, paramyotonie, myoclonie, myopathiën, (w. o. de dystrophie), periodische facialisverlamming, periodische oculomotoriusverlamming, peroneusverlamming, periodische algemeene paralyse, poliomyelitis anterior chronica, spastische spinale paralyse, amyotrophische laterale sclerose, bulbaire paralyse, Friedreich'sche ataxie, cerebellaire ataxie, paralyse agitans, chorea chronica, athetose, de ziekte van Wilson, tremor, periodische ataxie, de infantiele en juveniele amaurotische idiotie, hereditaire aphasia (gecombineerd met andere stoornissen), cerebellaire atrophie, manio-depressieve psychose, dementia praecox.

Coloboma iridis (ook experimenteel nagegaan bij konijnen door VON HIPPEL), hypospadie, epispadie, phimosis, spina bifida, hernia inguinalis<sup>1)</sup>.

Deze opsomming is natuurlijk lang niet compleet en ik heb, om de lijst niet langer te maken, met name zeer talrijke, niet te rubriceeren, maar voor dezelfde familie gelijksoortig erfelijke combinaties (b. v. spastische spinale paralyse plus nystagmus etc. etc.)

1) Als erfelijke aandoening bij planten zij genoemd sordago, een bladziekte van *Mirabilis jalapa*, welke door CORRENS is onderzocht. Het sordago-kenmerk is recessief en afhankelijk van één factor.

niet opgenomen. Ook combinaties van geestelijke stoornissen en lichaamslijden als erfelijke ziekten zijn veelvuldig beschreven. Het begin der geestelijke stoornis kan aan het begin van het lichamelijk lijden voorafgaan of daarop volgen (in éénzelfde familie echter geldt éénzelfde volgorde). Wanneer de combinatie bij de verschillende leden eener familie gehandhaafd blijft, mogen wij haar met groote waarschijnlijkheid afhankelijk stellen van één factor,<sup>1)</sup> aan welke dus eene „pleiotrope” werking toekomt. Ligt meer dan een factor aan de combinatie ten grondslag, dan kunnen wij splitsing d. w. z. verschillende ziektebeelden bij de verschillende leden der familie verwachten, zooals trouwens óók is waargenomen in een aantal gevallen. De veelzijdige werking van een factor uit zich trouwens (binnen het terrein van het zenuwstelsel) veelvuldig op het gebied der endogene, organische zenuwziekten, zooals ik reeds in 1916 in een opstel over het ontstaan dezer ziekten naar voren

1) Onder factor is hier te verstaan *verlies* van een factor, van een gen. Een verklaring der erfelijke ziekten op den grondslag der factoren-leer is, naar het mij voorkomt, alleen mogelijk, als wij met uitgevallen (b.v. aa-) of met in aanleg *quantitatief* veranderde (b.v. Aa- of AaBb- etc.) functies opereeren.

Als wij in de genen functiebouwers zien, van welken aard de betrekking tusschen gen en functie ook moge zijn, dan valt het moeilijk zich voor te stellen, dat „zieke” genen tot de vorming van „zieke” celfuncties zouden voeren, in plaats van hunne werking in te boeten en daardoor de betreffende functie te doen uitvallen. De kruising dezer zieke (b.v. aa-) individuen met gezonden (AA) geeft bastaardzieken (Aa individuen), die hun tekort òf in manifesten vorm kunnen vertoonen òf latent in zich dragen. Ook in het laatste geval zullen zij, en wel bij kruising met andere bastaard-zieken, in een deel hunner kinderen (soms „toevallig” bij allen misschien) de afwijking weer manifest kunnen zien worden. Bij de *amaurotische idiotie* vinden wij voor het totaal der beschreven gevallen eene verhouding, die vrij nauwkeurig beantwoordt aan 9 gezonden: 7 zieken, d.w.z. het manifest worden dezer „recessieve” ziekte is afhankelijk van het uitvallen van een of van beide componenten van AABB. De samenstelling der manifest-zieken voor de betreffende functie kan zijn AAbb, Aabb, aaBB, aaBb of aabb.

Wel nooit is in een gegeven familie met afdoende zekerheid het individu aan te wijzen, wiens kiemplasma de wijziging onderging, welke tot het optreden van het erfelijk lijden (zelfs als het „dominant” is) voerde, evenmin weten wij iets omtrent oorzaken, die tot ziekelijke veranderingen of uitvallen van een bepaald gen aanleiding geven.

heb gebracht. Zelfs in de klinisch „zuivere” gevallen van spastische spinale paralyse b. v., waarin wij dus alleen een lijden der pyramidenbaan zouden verwachten, is bij anatomisch onderzoek gebleken, dat naast de degeneratie der pyramidenbaan steeds ook eene degeneratie der Goll'sche strengen in het ruggemerg aanwezig was, m. a. w. niet alleen de motorische cellen<sup>1)</sup> der hersenschors, maar ook de cellen uit de intervertebrale gangliën, welke hare uitloopers in de Goll'sche strengen zenden, zijn ziek tengevolge van dezelfde afwijking in het kiemplasma.

Het ziekworden van combinaties van zenuwbanen, de (gecombineerde) systeemziekten zijn regel bij de erfelijke, organische zenuwziekten, ons centraal zenuwstelsel is een, reeds potentieel in de kiem aanwezig, mozaïek. Een factor A uit dat kiemplasma vinden wij aan het einde der ontogenese terug als bestanddeel van een celfunctie in de zenuwcellen der banen a en b<sup>2)</sup>, een factor B als idem in de trophische centra der banen c, d en e, een factor C als idem in de banen a en f etc.

Dat er in het kiemplasma minstens één factor moet zijn, welke in alle zenuwcellen eene functie helpt vormen, leert ons de amaurotische idiotie, in welke endogene ziekte alle zenuwcellen zijn getroffen.

In het voorafgaande is in verband met erfelijke aandoeningen al eenige malen over celfunctie gesproken en wij zullen thans in het kort hebben na te gaan of wij gerechtigd zijn de bron der erfelijke afwijkingen — in laatste instantie in de kiem aanwezig — in de cellen van het soma te zoeken. Misschien moge dat vanzelfsprekend schijnen, wij mogen echter niet vergeten, dat vooral ook in de latere jaren de stelling, dat de cellen de elementaire organismen zijn en dat ieder organisme is te beschouwen als eene som van vitale een-

---

1) Ik loop hier vooruit op eene quæstie, die nog zal moeten worden besproken, n. l. of de primaire oorzaak van het lijden in de cellen zit en in casu b. v. niet primair in den zenuwvezel.

2) De functie, die gestoord is in de cellen van baan a behoeft niet identiek te zijn met de functie, die gestoord is in de cellen van baan b, maar wel moeten die functies den factor gemeen hebben, waarin de stoornis zit. De eene functie kan AARR zijn, de andere AASS. Bij stoornis in den factor A zal zoowel de functie R als de functie S daarvan den invloed ondervinden.

heden, van welke ieder het volle karakter van leven in zich draagt, van verschillende zijden is aangevallen. Vooral de serologie heeft sommigen meer naar humoraal-pathologische opvattingen gedreven, terwijl anderen weer op andere gronden de cel niet als eene noodwendige biologische eenheid willen erkennen. SACHS noemt de celvorming van secundair belang, WHITMAN zegt: de vormende krachten bekommeren zich niet om celgrenzen, RAUBER is van meening: het geheel bepaalt de deelen en niet omgekeerd.

Zonder de beteekenis van humorale processen voorbij te zien, is het toch geenszins voldoende de aanwezigheid van verandering der lichaamsvochten als grondslag van ziekten aan te toonen om de cellulairpathologie te doen wankelen. Aangetoond moet worden, dat daarbij zelfstandige, van het leven der cellen onafhankelijke processen in het spel zijn en dit is nog niet geschied en ook niet waarschijnlijk te achten. Integendeel mag ook thans nog worden aangenomen, dat alle levensprocessen aan cellen zijn gebonden. De biologische eenheid der cel is ook wel uit de weefselcultuur in vitro gebleken, maar of daarom — zooals ALBRECHT het noemt — de cel een elementair organisme en niet slechts een organisatie-eenheid vormt, of de functies eener cel in zoo nauwe afhankelijkheid verbonden zijn, dat zonder onherstelbaar nadeel scheiding niet mogelijk is, is voor bestrijding vatbaar, als men dit voor alle functies eener cel wil laten gelden. Wel weten wij over localisatie van bekende, specifieke celfuncties weinig en kunnen microscopische anatomie, microchemie en physiologie elkaar nog niet dekken, maar toch dwingen de feiten om in de cel een groot aantal specifieke functies, en wel van fermentatieven aard, aan te nemen, die niet als onderling geheel afhankelijk kunnen beschouwd worden. De levercel maakt gal (zelf een mengsel van stoffen), scheidt ijzer af, vormt ureum en urinezuur, maakt glycogeen uit suiker, maakt aetherzwavelzuren resp. gepaarde glycuronzuren uit phenolen, verwerkt vet, eiwitproducten, bloedbestanddeelen, maakt toxische producten van de voorgeschakelde darmstofwisseling tot niet-giftige. De kliniek kent of vermoedt verschillende vormen van leverinsufficiëntie, zij moeten op onvoldoende werking of geheel stopstaan van een deel der fabriek, in casu de levercel, berusten. Dit uit zich echter lang niet altijd in zichtbare anatomische veranderingen der cel. Als voorbeeld moge dienen de alkaptounurie, berustend op

de afwezigheid in de levercellen van een ferment, dat de splitsing van alkapton in eenvoudiger verbindingen tot stand brengt. De afwijking is recessief erfelijk (= familiair) en treft  $\frac{1}{4}$  der kinderen, d. w. z. berust op het ontbreken van één factor. Als wij dien factor met A aangeven, zijn de ouders der zieke kinderen ieder Aa en de nakomelingschap is  $Aa \times Aa = AA + 2Aa + aa$  d. w. z. van de 4 kinderen is volgens de kansrekening één ten aanzien der betreffende celfunctie normaal, volwaardig (AA), twee zijn schijnbaar normaal (de Aa's), één is manifest afwijkend (aa), bij hem ontbreekt het betreffende ferment geheel.

Het gegeven voorbeeld is tevens een illustratie van het feit, dat, als gevolg van het ontbreken van een factor in de kiem, een bepaalde celsoort van ons lichaam een bepaalde celfunctie mist.

Ofschoon vooral de laatste 10 à 15 jaren aan het celonderzoek veel aandacht is geschonken en onze kennis van den bouw met eenige gevormde bestanddeelen in het celplasma is verrijkt, moet ons weten ten aanzien der celphysiologie nog als zeer onvolledig worden beschouwd. Twee bestanddeelen spelen echter in het leven der cel zeker een groote rol n.l. de celmembraan<sup>1)</sup> en de fermenten der cel.

Volgens STRAUB berust het vermogen tot uitkiezen bij de voedselopneming en tot het afgeven van stoffen op de membraanfunctie.

De cel kiest uit de aangeboden voedingsstoffen en wel de hoeveelheden, die zij noodig heeft: „zij overeet zich niet”<sup>2)</sup>.

De membraan kan, zooals uit het voorgaande al volgt, stoffen tegenhouden. Dit is b.v. experimenteel aangetoond door GOLDMANN voor de cellen der *plexus chorioidei* van de hersenen, terwijl eveneens door proeven is bewezen, dat door van buiten toegevoerde stoffen de permeabiliteit kan worden verhoogd of verminderd<sup>3)</sup>.

1) Niet te verwarren met den celwand. Onder celmembraan worden verstaan de oppervlaktelamellen, die vooral daar gevormd worden, waar de oppervlaktespanning door stoffen als b.v. colloïden wordt verminderd.

2) Een uitzondering vormen hier misschien wel de cellen van weefsel, dat het vermogen heeft om vet af te zetten, om reserve te maken.

3) De vraag zou kunnen gesteld worden of de versnellende en remmende werking van de producten van klieren met inwendige afscheiding ten deele ook verband houdt met verhooging of vermindering van de permeabiliteit der celmembraan.



Over de celfermenten is boven al gesproken. Hun functie moet velerlei zijn: onoplosbare stoffen worden in oplosbare omgezet, samengestelde in eenvoudige ontleed, uit de ontledingsproducten nieuwe opgebouwd etc. Zij verrichten in minimale hoeveelheden kolossalen arbeid, grijpen de celbestanddeelen niet aan, kunnen elk oogenblik hun werk onderbreken. Hun aantal moet in iedere cel zeer groot zijn, zooals we dat voor de levercel hebben verduidelijkt. Voor de oxydatieve en reductieprocessen in het cellichaam is het *gebonden* zijn aan de plasmosomen aangenomen, pepsine- en trypsineferment zouden *gebonden* zijn aan de korrels der cel, hetzelfde zou gelden voor de vetsynthese in het cellichaam (ARNOLD).

Met de bovenstaande, weinig talrijke gegevens, kunnen wij ons tenminste eenigermate eene voorstelling vormen van wat gebeuren kan, wanneer een celfunctie niet volwaardig is aangelegd of wanneer een functie geheel ontbreekt. Het tekort kan invloed hebben op den aanvoer van voedingsstoffen in het cellichaam, op de verwerking dier voedingsstoffen (ontleding, opbouw) en ten slotte op de excretie der cel.

Waar de vorming der celmembraan afhankelijk is te achten van den inhoud der cel, is het wel zeker te achten, dat van een cel, die in hare samenstelling van de normale afwijkt, ook de celmembraan in bouw met die der normale zal verschillen. Daardoor wordt de mogelijkheid geschapen, dat de permeabiliteit der membraan voor, hetzij het geheel, hetzij een deel der aangeboden voedingsstoffen is verminderd. In dit geval zal, met name, wanneer de beperking stoffen betreft, die voor de instandhouding van het cellichaam noodzakelijk zijn, de cel een kommervol bestaan voeren en — wanneer ook de uitwendige (= buiten de cel gelegen) omstandigheden ongunstig worden — primair atrophisch te gronde kunnen gaan. De ongunstige omstandigheden kunnen b.v. gegeven zijn door verzwakking als gevolg van intercurrent lijden of als direct gevolg van de intercurrente ziekte (b.v. eene darmaandoening) zelve. Ook wijzigingen in de bloedcirculatie (orthotische albuminurie!) kunnen als uitlokkend moment werken.

Dat omstandigheden als de bovengenoemde een rol kunnen spelen, meen ik te mogen besluiten b.v. uit die gevallen van endogene zenuwaandoeningen, waarin het lijden snel verergerde

of op vroegeren leeftijd dan in de betreffende familie regel was tijdens of in onmiddellijke aansluiting aan intercurrente ziekten zich openbaarde. Ook van verbeteringen in de periode, waarin de algemeene toestand weer gunstiger was geworden (paraplégie spasmodique transitoire, erfelijke recidiveerende facialisverlamming e. a.) kunnen wij ons op grond van het voorafgaande een verklaring geven.

Het is intusschen niet noodzakelijk hier de celmembraan in het geding te brengen, omdat ook zonder dezen factor onder de genoemde ongunstige omstandigheden de niet volwaardige cel zal moeten lijden.

Daarentegen speelt de celmembraan zeker wel een belangrijke rol in een ander onderdeel der celphysiologie en wel in de excretie. Wanneer ten gevolge van zwakken aanleg van een celfunctie of ten gevolge van het ontbreken van een celfunctie, de van die functie afhankelijke ontleding of synthese in onvoldoende mate plaats heeft of geheel ontbreekt, dan ontstaan in de betreffende cel in beide gevallen ongewone eindproducten der stofwisseling, ongewoon in dien zin, dat die producten in normale cellen verder worden verwerkt, hetzij tot opbouw, hetzij tot afbraak.

Met die ongewone eindproducten kan nu tweeërlei gebeuren:

1°. Zij zullen de cel verlaten en wel wanneer de celmembraan voor hen doorgankelijk is (dit gebeurt b.v. met het alkapton);

2°. Zij zullen in het cellichaam worden opgehoopt, wanneer de celmembraan voor hen of onvoldoende of niet doorgankelijk is. Is de gestoorde functie niet van vitale beteekenis voor de cel, dan kan in het eerste geval de cel met de beschikbare middelen van onderzoek een normalen bouw vertoonen (cellen der orthotische nier, pyramidencellen <sup>1)</sup> in eenige gevallen van spastische spinale paralyse b.v.)

Anders daarentegen wordt het beeld, wanneer de ongewone eindproducten niet of onvoldoende worden uitgescheiden. Dan

1) Bij de spastische spinale paralyse kan het voorkomen, dat de pyramidenvezels niet over hunne geheele lengte gedegeneerd zijn, maar dat de degeneratie op een bepaalden afstand van de zenuwcel ophoudt. De lengte van het nog niet gedegeneerd gedeelte is als het ware een maatstaf voor het op het tijdstip van onderzoek nog overgebleven trophisch vermogen der cel.

ontstaan abnormale ophooping (afzettingen) in het cellichaam (als degeneratie opgevat), die ten slotte de vitale functies zoo kunnen bemoeilijken, dat aan dit z.g. degeneratieve tijdperk een (secundair) atrophisch aansluit, eindigend met den dood der cel.

Op den laatstgenoemden gang van zaken (de z.g. degeneratie), die waarschijnlijk meer voorkomt dan de primaire atrophie, heb ik in 1916 in verband met het optreden van endogene, organische zenuwziekten reeds gewezen, op hem is ook door LUBARSCH en in dit jaar door RÖSSLE opnieuw de aandacht gevestigd. De aard, de soort van degeneratie is afhankelijk van de functie of functies, die gestoord zijn en wij kennen dan ook verschillende vormen daarvan. Toch kunnen wij, zooals RÖSSLE opmerkt, door den tegenwoordigen, nog zeer onvoldoenden stand onzer kennis en door het betrekkelijk nog grove onzer onderzoeksmethoden, nog geen rationeele indeeling der ontaarding maken, welke duidelijk doet uitkomen welke celapparaten en — daarmee — welke functie of functies in het cellichaam zijn gestoord, nog afgezien daarvan, dat wij van localisatie van bepaalde functies in de cel nog weinig weten en het beeld, dat wij bij microscopisch onderzoek onder de oogen krijgen, niet dat der oorspronkelijke celverandering behoeft te zijn.

Uit het voorafgaande volgt, dat de door EDINGER ingevoerde benaming: Ausbrauch mit ungenügendem Ersatz voor het ontstaan der endogene ziekten niet algemeen toepasselijk kan genoemd worden. Het verbruik zonder voldoende aanvulling kan tot een „hongertoestand” der cel voeren, een uitputting, die wij ons echter moeilijk anders dan tijdelijk kunnen denken en die als het ware automatisch wordt hersteld, doordat de getroffen cel tijdens dezen toestand het bijltje er bij neerlegt en daardoor de gelegenheid krijgt om weer op adem te komen. De Aufbrauch toch kan geen betrekking hebben op celfuncties, maar op het te verwerken materiaal. Alleen als de voldoende Ersatz wat lang op zich zou laten wachten, zou voor de cel levensgevaar ontstaan.

Gevaarlijker voor de cel is de functie door de vorming van afvalsproducten, van slakken, als gevolg der afwijking in de stofwisseling. Hoe intensiever de celwerking, hoe grooter de hoeveelheid dezer slakken in dezelfde tijdseenheid. Kunnen deze niet met evenredige snelheid verwijderd worden, dan worden zij in het

cellichaam opgehoopt en werken zij belemmerend op de overige stofwisseling der cel.

Gevaarlijker nog is het functionneeren der cel, wanneer deze niet volwaardig is tengevolge van het verlies of het onvolwaardig zijn van een of meer celfuncties. Wij zagen vroeger, dat daardoor, al naar de functie, die gestoord is, ontledingen of synthesen kunnen zijn opgeheven of quantitatief veranderd en dat dientengevolge ongewone eindproducten der stofwisseling ontstaan. Hoe langzamer de uitscheiding dezer eindproducten, des te minder intensief zal de celfunctie moeten zijn om geen nadeel te berokkenen; kunnen de slakken in het geheel niet de celmembraan passeeren, dan werkt de cel bij ieder functionneeren, hoe gering ook, aan haar eigen ondergang.

Bovenstaande uiteenzettingen hebben in de praktijk van den geneeskundige al lang toepassing gevonden. Een goed deel van onze diëtetische en andere voorschriften toch beoogt functievermindering van een bepaalde functioneele eenheid, al hebben wij ons daarvan misschien niet altijd rekenschap gegeven of kunnen geven.

De vermoeidheid is indertijd door MANTEGAZZA door de vorming van bepaalde, (vermoeidheids-)stoffen verklaard. Licht het niet voor de hand om in deze „vermoeidheidsstoffen” normale celslakken te zien, wier uitscheiding uit de cel niet plaats vindt met een snelheid, evenredig aan die, waarmee ze gevormd worden en welke daardoor leiden tot belemmering van de functie der cel? De rust, ook in den vorm van slaap, geeft hier de gelegenheid tot herstel van de mogelijkheid om weer behoorlijk te arbeiden door de vorming van celslakken stop te zetten of tot een minimum te beperken, terwijl de uitscheiding ervan kan doorgaan. De aanwezige voorraad wordt daardoor opgeruimd.

De slakkenophooping in het cellichaam en de daarmee gepaard gaande secundaire veranderingen zijn, zooals reeds opgemerkt, met den naam degeneratie betiteld. Dit woord geeft zeker het proces niet juist weer, de cel met het erfelijke tekort is de afwijking van „het genus”, het levenslot der cel is degeneratiegevolg haar lot ligt in haar bouw besloten.

Ook is het eigenlijk onjuist om aan de hier behandelde, in den

loop van het leven optredende erfelijke afwijkingen den naam van „ziekten” te geven. Wel ontstaan zij door een stoot van buiten, evenals b. v. de infectieziekten, maar deze stoot is een physiologische d. w. z. gegeven door de functie, welke een stofwisseling in het leven roept, die voor het „genus” abnormaal, maar voor de afwijkende cel de normale is. Het zijn reactievormen, die slechts van de als „normaal” geijkte verschillen door de samenstelling van het reageerende lichaam. Wijl echter het geheel van „normalen” bestaat uit individuen van onderling ongelijke samenstelling van wie ieder zijn (onderling verschillende) zwakkere en zwakste plekken bezit, kunnen wij geen „norm” als maatstaf gebruiken om gezond en ziek van elkaar te scheiden. De z. g. erfelijke ziekten vallen dan ook slechts op door den ernst, den graad en het tijdstip van optreden, zij zijn slechts uitdrukking van uitersten onder een onbegrensd aantal aanleg-tekorten, van wie iedere mensch zijn deel met zich draagt.

Dat ook, wanneer de prikkel wordt gevormd door een binnengedrongen ander organisme, de samenstelling van den voedingsbodem, de constitutie, mede den reactievorm bepaalt, zal tegenwoordig wel door ieder worden toegegeven. Reeds vroeger wees ik op de meeningen van ESCHERICH en van MENZER, die resp. de scrophulose en de psoriasis voor constitutioneel-bacterieele ziekten houden, in werkelijkheid behooren alle infectieziekten daartoe, al valt de constitutioneele factor bij de reactie niet altijd duidelijk op.

De experimenteele onderzoeken op dit gebied zijn nog gering in aantal. Bij kruising van *Urtica Dodartii* (zeer zwak getand blad) en *Urtica pilulifera* (scherp getand blad) ziet men (CORRENS) een eenvoudige Mendel-splitsing (3 : 1) met volledige dominantie van den sterk getanden rand. Bij voortzetting der cultures wordt echter de verhouding hoe langer hoe meer ten gunste van de scherpgetanden verschoven hoe later men tot telling overgaat, omdat de bijna gladrandige homozygoten aanmerkelijk gevoeliger zijn voor schimmelziekten. In dit geval zijn scherprandigheid en onvatbaarheid gecorreleerd en doet de vatbaarheid zich kennen als afhankelijk van één factor en als recessief kenmerk.

De proeven van BIFFEN over vatbaarheid voor roest in het koren hebben geleerd, dat de vatbaarheid een dominante eigen-

schap is en dat ook hier eenvoudige Mendel-splitsing bestaat. Hetzelfde geldt ten aanzien der gevoeligheid voor een bepaalde staphylococceninfectie bij muizen, waarmede HAGEDOORN proeven nam: enkelvoudige splitsing, vatbaarheid hier echter recessief.

Wanneer wij de genoemde voorbeelden van erfelijke afwijkingen overzien, dan blijkt, dat in de kiem bevatte foutieve aanleg aan een of meer differentiatieproducten van eenzelfde grondweefsel kan worden meegegeven. In het eerste geval kan de corresponderende afwijking scherp omschreven en gelocaliseerd zijn (b. v. bij erfelijke ptosis) of een verbreiding in verschillende organen hebben (b. v. in alle willekeurige spieren). Vinden wij de erfelijke afwijkingen in verschillende weefselsoorten, dan kunnen wij de primaire fout terugbrengen tot de weefselsoort, waarin de afwijkende differentiatieproducten hun oorsprong hebben.

De erfelijke trek kan tot uiting komen vóór de differentiatie, zooals de tweelingzwangerschap leert.

Door dr. Cornelia de LANGE werd een geval, beschreven, waarin de verschillende afwijkingen zich lieten terugbrengen tot een fout, zoowel in het epitheliale als mesenchymale deel van het mesoderm.

Dr. VOORHOEVE heeft er de aandacht op gevestigd, dat de afwijkingen, die in verschillende orgaanstelsels voorkomen bij personen met blauwe sclerae, alle worden aangetroffen in differentiatieproducten van het mesenchym. In een andere fout van laatstgenoemd weefsel, zich uitend in de reticulo- endotheliale cellen van milt, lever en beenmerg, die (LEPEHNE en ASCHOFF) voor de gewone haemolyse zorgen, is (FISCHER) de oorzaak van den erfelijken congenitalen icterus te zoeken.

De erfelijke aandoeningen, bestaande in stoornis in de kraakbeen- of beenvorming moeten op weer een andere aanlegfout van het mesenchym berusten.

De atrophien en dystrophien der spieren, de myotonien moeten — voor zoover zij niet van het zenuwstelsel afhankelijk zijn — berusten op een erfelijke wijziging in het myo-derivat van het mesoderm.

Voor het erfelijke ontbreken van zweetklieren en gebrekkige beharing is een fout aansprakelijk te stellen, die aan bepaalde bouwstoffen van het ectoderm wordt meegegeven etc.

Een principieel verschil tusschen de kleine, scherpomschreven

afwijkingen en die met verbreide localisatie in dezelfde weefselsoort of in verschillende differentiatieproducten bestaat niet

Het is de aard van het tekort, welke zijne wijze van manifesteren in het lichaam bepaalt. Een gedeelte der Anlagen doet zijn invloed gelden op de ontwikkeling van verschillende weefselsoorten, een ander deel in een bepaalde weefselsoort als geheel, nog een ander deel in een omschreven gebied dier bepaalde weefselsoort. Men zou kunnen spreken van verschillende graden van „pleiotropie”. Bij scherp omschreven afwijkingen speelt mogelijk ook de localisatie van het tekort in het ei een rol

Onze erfelijke afwijkingen en met name die van geringen omvang en nauwkeurige localisatie wijzen op een nauwkeurig afgepaalden weg der ontogenetische ontwikkeling. De differentiatie van het ei af tot haar eindpunt toe volgt met de uiterste nauwgezetheid de voorgeschreven baan, elk bouwsteentje van de kiem van individu A wordt precies in dezelfde richting geschoven als het overeenkomstige steentje van individu B. Dit is, naar het mij voorkomt, niet anders te begrijpen dan door aan te nemen, dat ook in het ei localisatie bestaat, omdat zij anders ook voor de ontogenese kwalijk bestaanbaar zou zijn te achten.

In het ei moet niet alleen potentieel het individu besloten liggen, de halsrib van den zoon van A en die van zijn vader moeten wij ons in de beide kiemen, waaruit zij zijn gegroeid op overeenkomstige plaatsen vertegenwoordigd denken om de identische plaatsing in het soma eenigermate te kunnen begrijpen.

Met betrekking tot de localisatie hebben wij te doen met 2 hoofdbestanddeelen van het cellichaam: de kern en het celplasma. Voor de kern is door wel de meeste biologen localisatie aanvaard en tenminste in dien zin, dat men aan ieder der chromosomen zijn bepaalde Anlagen toeschrijft, men heeft zelfs van een in kaart brengen der erfactoren gesproken. Voor het eiplasma echter zijn we nog niet zoover, hieromtrent zijn de meeningen ten aanzien der localisatievraag nog zeer verdeeld.

Mogelijk is, dat niet voor het geheele dierenrijk hier dezelfde wetten gelden, maar in ieder geval staan tegenover hen, wier bevindingen tegen een localisatie in het eiplasma schijnen te spreken, anderen, die op grond hunner onderzoekingen de localisatie verdedigen.

Reeds HIS en ROUX waren tot de gevolgtrekking gekomen, dat in het ei orgaanvormende kiemgebieden moeten aanwezig zijn. De onderzoeken van CONKLIN leverden het bewijs, dat in het ei-plasma (van het ascidienei) bepaalde gebieden zijn waar te nemen, die tijdens de ontogenese elk hun bepaalde rol in de wording van het soma spelen. Het is mogelijk de normale ligging der substanties (door CONKLIN: organforming substances genoemd) in het ei te wijzigen zonder dit te dooden en wel door centrifugeeren. CONKLIN kon nu vaststellen aan de gecentrifugeerde eieren, dat de stoffen, die in het ei eene andere ligging hadden gekregen, toch hetzelfde vormden als in de normale, niet gecentrifugeerde eieren. Daaruit maakt hij de gevolgtrekking, dat orgaanvormende substanties reeds van den aanvang af aanwezig zijn en dat zeker ten deele de ontwikkeling van het nieuwe individu door het ei-plasma wordt bepaald <sup>1)</sup>.

Het bestaan van verschillend gekleurde of verschillend gebouwde zônes is ook bij andere soorten (LILLIE, WILSON, DRIESCH, JENNINGS e.a.) gevonden.

DUESBERG, die voor *ciona intestinalis* de bevindingen van CONKLIN kon bevestigen, meent de functies van de bepaalde gebieden terug te kunnen voeren op de plastosomen van het ei-plasma; volgens hem berusten de verschillen der door CONKLIN gevonden zônes op ongelijke verdeling van de 3 constituenten van het ovo-plasma: grondmassa, dooierkorrels en plastosomen. Al is het niet geoorloofd de bevindingen bij lagere dieren zonder meer ook voor de hogere dieren en voor den mensch te laten gelden, toch wijzen ons de erfelijke (en niet alleen de afwijkende) kenmerken bij de laatstgenoemde op nauwkeurig afgepaalde wegen, die de verschillende Anlagen inslaan en die wij ons moeilijk kunnen denken zonder gefixeerde beginpunten. Soms komen lichte verschuivingen en uitbreidingen (b.v. bij de erfelijke oogspierverlamming, bij den krommen pink e.a.) of grootere wijzigingen in de localisatie (ontbreken van den duim bij den een, ontbreken van een teen bij den ander) bij de verschillende leden eener familie voor. Deze ver-

1) Hugo DE VRIES heeft de meening uitgesproken, dat de in de kern bevatte Anlagen moeten uittreden in het plasma om actief te kunnen worden; volgens LOEB is alles, wat aan „Praeformation des Embryo im Ei ist, nicht im Kern sondern im Protoplasma vorhanden.”



schuivingen en uitbreidingen wijzen erop, dat een enkelen keer wel eens van den voor de(n) betreffende(n) aanleg(fout) aangewezen weg wordt afgeweken. Het schijnt mij toe, dat wij de mogelijkheid van kleine verschuivingen in de „substances” van het plasma tijdens de deelingen wel voor grooter mogen houden dan die van verschuivingen in de chromosomen bij de kerndeeling, nog afgezien daarvan, dat het verband van *localisatie* in het kernchromosoom en in het soma voor ons los, niet begrijpelijk, daarentegen het verband van localisatie in het plasma als de zetel van het materieel gebeuren en in het soma wel denkbaar is, al ontgaat ons de aard der processen, die daarbij een rol spelen.

Het vraagstuk onzer constitutie heeft ons bij zijne ontleding ten slotte gevoerd naar de kiem, waarin het gestel zijn oorsprong heeft. Bij de door ons aanvaarde definitie van het begrip kon dat niet anders, omdat daardoor het constitutieprobleem een erfelijkheidsprobleem werd en het erfelijkheidsprobleem in de kiemcellen wortelt.

(Ingezonden: 29 Mei 1920).

## PRAE-MENDELISTISCHE ERFELIJKHEIDSTHEORIEËN

door M. J. SIRKS.

Als onderdeel der biologie is de erfelijkheidsleer afstammeling van de physiologie, van de onderzoeksrichting, die de levensverschijnselen van planten en dieren waarneemt, en wel speciaal van de voortplantingsphysiologie. Uit haar opvattingen zijn dan ook de eerste ideeën over erfelijkheid voortgekomen; de revoluties en evoluties, die de voortplantings- en bevruchtingsleer heeft door-gemaakt, zijn ook schokken en keerpunten in de ontwikkeling der erfelijkheidsleer geweest. Zoo vinden we in beide wetenschappen een evenwijdigen ontwikkelingsgang; de scherpe tegenstelling tusschen praeformatistische en epigenetische theorieën, die vooral in LEEUWENHOEK's tijd in de voortplantingsleer zoo op den voorgrond stond, dan weer teruggedrongen schijnt en telkens weer met nieuwe kracht omhoog komt, diezelfde scherpe tegenstelling kunnen we, zij het in eenigszins anderen vorm, als roode draad door alle erfelijkheidsopvattingen in den loop der eeuwen heen vervolgen.

In de physiologie der bevruchting hebben eeuwen lang voorstanders der beide richtingen elkaar bestreden. Praeformatisten meenden in de stoffen, waaraan na de bevruchting het nieuwe organisme zijn ontstaan dankte, reeds alle organen en alle deelen van dit nieuwe organisme van te voren gevormd, gepraeformeerd, te mogen zien, zoodat de geheele ontwikkeling na het moment der bevruchting een werkelijke „ontwikkeling”, een evolutie, een ontplooiing van reeds lang bepaalde vormen en organen zou zijn. Die praeformatie kon liggen in de door het mannelijk ouderorganisme afgestane stof; onder de „animalculisten” die dit meenden, namen onze landgenooten LEEUWENHOEK en BOERHAAVE een belangrijke plaats in, terwijl tot de „ovisten”, die geloofden het gepraeformeerde te moeten zien in het ei, dus in het aandeel der

moeder, SWAMMERDAM en andere bekende natuuronderzoekers gerekend mogen worden. Tot in uiterste consequenties doorgedreven, leidde de praeformatisten-opvatting natuurlijk tot dwaasheden; de afbeeldingen in oude werken van spermacellen, waarin een geheel menschelijk organisme van mikroskopische afmetingen te zien is, of de berekening van MALEBRANCHE, hoeveel menschelijke eicellen in het ovarium van Eva moeten aanwezig geweest zijn, behoorden natuurlijk tot de bedenkelijke gevolgen, waartoe een vurige verdediging van een sterk bestreden standpunt leiden kan.

De reactie tegen de al te ver doorgevoerde praeformatisten-opvatting werd het eerst geleid door BUFFON en kwam tot haar hoogtepunt door het werk van C. F. WOLFF, die in zijn *Theoria generationis* getracht heeft, de theorie der praeformatie te vervangen door een theorie der epigenesis. In de voortplantingscellen is volgens WOLFF nog niets gepraeformeerd; alles is op het moment der bevruchting nog volkomen zonder eenige structuur, eerst langzamerhand wordt het anorganische organisch, georganiseerd, doordat blaasjes en vaten ontstaan. De oorzaak van die omzetting van anorganische stof in organische is een zonder verdere omschrijving aangenomen „*vis essentialis*”.

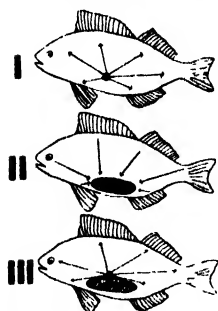
Grooter contrast dan tusschen deze oorspronkelijke praeformatistische en epigenetische richtingen in de voortplantingsleer is wel niet denkbaar, en het behoeft geen nader betoog, dat in hun uitersten vorm beide onjuist zijn en dat de moderne bevruchtungsphysiologie daartusschen in staat, waarbij zooals vanzelf spreekt, de eene onderzoeker meer naar de eene, de andere meer naar de tegenovergestelde zijde gewend is.

Dergelijke antipoden van opvatting treffen we nu ook in de erfelijkheidsleer aan: in primitiefste opvatting vinden we reeds bij ARISTOTELES en bij HIPPOKRATES uitingen, die de meest uiteenlopende standpunten vertegenwoordigen. Het is de groote verdienste van JOHANNSEN geweest, erop te hebben gewezen, hoe twee principieel verschillende theorieën, die thans nog beide verdedigers en beide bestrijders vinden, reeds in de Grieksche literatuur in primitieveren vorm teruggevonden kunnen worden (zie JOHANNSEN 1907 a en b). HIPPOKRATES meende de erfelijkheid van lichaamseigenschappen te kunnen verklaren door aan te nemen, dat ieder lichaamsdeel, ook het kleinste, een kiempje afgeeft en

dat al deze kiempjes zich zouden verzamelen in één centraal lichaam, n.l. datgene wat door de ouders bij de bevruchting afgegaan wordt; ARISTOTELES dacht zich de gang van zaken juist andersom: uit een centrale massa „zaad”, waarin alle lichaamsdeelen in aanleg aanwezig zijn, wordt in de eerste plaats het opgroeiende lichaam gevormd, dat door het opnemen en omzetten van voedsel van buitenaf grooter worden kan; voor den bouw van de deelen van dit lichaam is niet al het voorhanden „zaad” noodig, zoodat er een restant overblijft en dit restant is op zijn beurt oorsprong van de volgende generatie. Zooals een schilder van alle verven op zijn palet iets gebruikt, om het schilderij te maken, maar ook van alles iets overlaat voor een volgend schilderij, zoo meent ARISTOTELES de oorzaak van gelijkheid tusschen ouders en kinderen te kunnen verklaren, doordat beide uit dezelfde stof gevormd zijn en deze stof van generatie tot generatie onveranderd verder gaat.

Het principieele verschil tusschen beide opvattingen wordt duidelijk voor oogen gebracht door een aan JOHANNSEN ontleende afbeelding (fig. 1). Ieder levend organisme, dat sexueele voortplanting bezit, ontstaat uit een enkele eicel, waarin een spermatozoïde binnendringt; beide cellen smelten geheel samen en uit deze bevruchte eicel wordt het geheele lichaam van dier of plant opgebouwd. Dat is voorgesteld in fig. 1. I, waar de bevruchte eicel oorsprong geeft aan het lichaam der visch. Gaat nu deze visch haar voortplantingscellen (eicellen of spermacellen) maken, dan moeten we aannemen, dat de erfelijke eigenschappen, die van vader en moeder op het kind overgaan, op het oogenblik der bevruchting in een of anderen vorm in die voortplantingscellen aanwezig zijn en er dus op een of andere wijze in gebracht worden òf van het begin af aan daarin voorhanden waren. De eerste opvatting zouden we epigenetisch kunnen noemen, al is ze niet volkomen vergelijkbaar met de epigenetische richting der bevruchtungsphysiologie; het is de Hippokratische, afgebeeld in fig. 1. II; alle deelen van het lichaam geven kiempjes af, die zich in de bloedbaan verzamelen en door het bloed naar de voortplantingsorganen gevoerd worden. Daartegenover het andere standpunt: van het begin af zijn alle erfelijke eigenschappen in de voortplantingscellen aanwezig; de voortplantingscellen van alle opeenvolgende generaties vormen een

onafgebroken reeks en het lichaam ontstaat telkens opnieuw uit een deel van dit erfelijk materiaal; al zijn eigenschappen zijn daarin gepraeformeerd. Die voorstelling is Aristotelisch of praeformatistisch.



Eeuwen lang blijft dan het vraagstuk der erfelijkheid op den achtergrond; andere problemen nemen haar plaats in, totdat in de medische litteratuur van de eerste helft der negentiende eeuw de belangstelling voor erfelijkheidsverschijnselen begint wakker te worden: J. F. MECKEL gaf in zijn handboek der menschelijke anatomie (1812) een opsomming van menselijke lichaamsafwijkingen, die in verschillende generaties achtereenvolgens optraden; HOFACKER stelde in 1828 tal van hem bekende erfelijke eigenschappen bij mensch en dier samen, in het bijzonder met het oog op de paardenfokkerij; PROSPER LUCAS publiceerde in 1847 een uitvoerige beschouwing over den physiologischen en psychologischen kant van het erfelijkheidsvraagstuk, vooral voorzoover dit zenuwaandoeningen betreft. Door hen werd rijkelijk materiaal verzameld, maar een verheldering van inzichten in het erfelijkheidsproces werd daarmee niet verkregen, een theorie op die feiten gebaseerd, bleef uit.

Totdat ook in dit opzicht de kentering in belangstelling voor de biologische natuurwetenschappen haar invloed deed gelden en als eerste onder een rij van schrijvers HERBERT SPENCER in zijn *Principles of Biology* (1864) zijn meening te kennen gaf over de natuur der erfelijkheid. Baseerend op waarnemingen, vooral uit de medische litteratuur verzameld, trachtte SPENCER als onderdeel van zijn systeem eener synthetische filosofie ook alle groepen van verschijnselen der biologie op te nemen; als één dier groepen geldt dan de erfelijkheid, waarvan hij de oorzaak in de volgende richting zoekt: In ieder organisme wordt het geheel der erfelijke eigenschappen bepaald door een bepaalde eenheid; de vraag is nu, van wat voor aard die eenheden zijn. Chemische eenheden (chemical units) zijn daartoe niet voldoende; de groote veelvormigheid van organismen is met behulp daarvan niet te verklaren; „morphological units” (cellen) kunnen we ook niet als zoodanig in aanmerking nemen, omdat een meercellig organisme zijn specifieke structuur

ontleent aan de samenwerking van de cellen, die aan zijn opbouw deelnemen en dus een enkele cel, die niet samenwerkt met andere, geen specifieke structuur veroorzaakt.

Als eenige aannemelijke eenheid, waarin de erfelijke eigenschappen van een organisme hun grond kunnen vinden, acht SPENCER de physiologische eenheid (physiological unit) van beteekenis, die zóó gekarakteriseerd wordt: „There seems no alternative but to suppose that the chemical units combine into units immensely more complex than themselves, complex as they are, and that in each organism the physiological units produced by this further compounding of highly compound molecules, have a more or less distinctive character. We must conclude that in each case some difference of composition in the units, or of arrangement in their components, leading to some difference in their mutual play of forces, produces a difference in the form which the aggregate of them assumes.” (1898. p. 226). Zoo is dus ieder organisme gekenmerkt door een complex van scheikundige stoffen, die alle met elkaar een physiologische eenheid vormen. Die physiologische eenheid is dan verantwoordelijk voor de erfelijke eigenschappen van het organisme. Ze wordt van het ouder-organisme op de kinderen overgebracht door de voortplantingscellen, die uitsluitend den rol van vervoermiddel spelen: „And here the assumption to which we seem driven by the ensemble of evidence, is, that the sperm-cells and germ-cells are essentially nothing more than vehicles in which are contained small groups of the physiological units in a fit state for obeying their proclivity towards the structural arrangement of the species they belong to.” (1898. p. 317).

Is nu die physiologische eenheid volgens SPENCER een onveranderlijk, van te voren gegeven, geheel, of werken de veranderingen, die het uitwendige van het organisme ondergaat tengevolge der levensomstandigheden, terug op de physiologische eenheid? M. a. w. is de theorie der physiological units streng praeformatistisch of laat ze ruimte voor min of meer epigenetisch getinte beschouwingen?

Zonder eenigen twijfel is SPENCERS opvatting van vrij sterk epigenetisch karakter en is in zijn meening de physiologische eenheid veranderlijk onder invloed der levensomstandigheden. Getuige zijn volgende woorden: „Or, bringing the question to its ultimate and simplest form, we may say that as, on the one hand, physiological

units will, because of their special polarities, build themselves into an organism of a special structure; so, on the other hand, if the structure of this organism, is modified by modified function, it will impress some corresponding modification on the structures and polarities of its units. The units and the aggregate must act and re-act on each other. If nothing prevents, the units will mould the aggregate into a form of equilibrium with their pre-existing polarities. If, contrariwise, the aggregate is made by incident actions to take a new form, its forces must tend to re-mould the units into harmony with this new form." (1898. p. 319).

Gegeven is dus volgens SPENCER vooraf een stel physiologische eenheden, die onder gewone omstandigheden het lichaam opbouwen naar het vooraf bepaalde ontwerp; onder buitengewone omstandigheden neemt het lichaam een anderen vorm aan, dan oorspronkelijk bepaald was, deze vorm wordt nu terugwerkend in de physiologische eenheden vastgelegd en op de nakomelingen overgebracht. Gedeeltelijk dus gepraeformeed, kan toch de erfelijke aanleg van een organisme later veranderen.

Nu volgt eenige jaren later (1868) DARWIN, die in zijn „Variation of animals and plants" een meer uitgewerkte erfelijkheidstheorie opstelde, gefundeerd op waarnemingen in de natuur en in de cultuur, zorgvuldig naar hun waarde beoordeeld en zooveel hem toentertijd mogelijk was, kritisch beschouwd. Uit alle door hem verzamelde feiten kwam DARWIN tot het opstellen van een vijftal „wetten der erfelijkheid", waarover hij reeds in 1859 in zijn „Origin of species" vaag gesproken had (1860. p. 12), maar die hij thans voor het eerst bepaald samenvattend als volgt formuleerde: „Firstly, a tendency in every character, new and old, to be transmitted by seminal and bud generation, though often counteracted by various known and unknown causes. Secondly, reversion or atavism, which depends on transmission and development being distinct powers; it acts in various degrees and manners through both seminal and bud generation. Thirdly, prepotency of transmission, which may be confined to one sex, or be common to both sexes. Fourthly, transmission, as limited by sex, generally to the same sex in which the inherited character first appeared; and this in many, probably most cases, depends on the new character having first appeared at a rather late period of life. Fifthly, inheritance at corresponding periods of

life, with some tendency to the earlier development of the inherited character." (1888. II. p. 61).

Dat waren voor DARWIN vaststaande regels, waaraan de erfelijkheid onderworpen was, en voor die regels trachtte hij een verklaring te vinden door zijn bekende hypothese der pangenesis, die hij in hetzelfde werk aan zijn mede-onderzoekers ter discussie bood, daarbij uitdrukkelijk zijn hypothese als een voorloopige kenschetsend. Hij erkent dan ook, dat zijn hypothese uit een aantal veronderstellingen bestaat. „It is universally admitted that the cells or units of the body increase by self-division or proliferation, retaining the same nature, and that they ultimately become converted into the various tissues and substances of the body. But besides this means of increase I assume that the units throw off minute granules which are dispersed throughout the whole system; that these, when supplied with proper nutriment, multiply by self-division, and are ultimately developed into units like those from which they were originally derived. These granules may be called gemmules. They are collected from all parts of the system to constitute the sexual elements, and their development in the next generation forms a new being; but they are likewise capable of transmission in a dormant state to future generations and may then be developed. Their development depends on their union with other partially developed or nascent cells which precede them in the regular course of their growth. Gemmules are supposed to be thrown off by every unit, not only during the adult state, but during each state of development of every organism; but not necessarily during the continued existence of the same unit. Lastly, I assume that the gemmules in their dormant state have a mutual affinity for each other, leading to their aggregation into buds or into the sexual elements. Hence, it is not the reproductive organs or buds which generate new organisms, but the units of which each individual is composed. These assumptions constitute the provisional hypothesis which I have called Pangenesis" (1888 p. 369-370).

Die pangenesis-hypothese is dus wel een heel gebouw van veronderstellingen, en het is dan ook zeker wel aan de oncontroleerbaarheid der in DARWINS tijd bekende feiten toe te schrijven, dat DARWIN in zijn gevolgtrekkingen niet gelukkiger is geweest. In twee opzichten verschilt ze van de opvattingen van SPENCER :



physiologische eenheden werden verondersteld alle van dezelfde soort te zijn, terwijl DARWIN zijn kiempjes of gemmulae van zeer verschillende soorten, al naar het orgaan dat ze heeft afgegeven, beschouwt (vgl. SPENCER 1898. p. 356). En bovendien is van het vervoer dier eenheden van de lichaamscellen naar de voortplantingscellen bij SPENCER geen sprake. Dit laatste is dan ook wel het zwakste punt in DARWINS hypothesen-complex; een veronderstelling, die bij zijn opvolgers al heel weinig instemming gevonden heeft, en die door velen van hen volkomen verlaten werd. Bij DARWIN is in de voortplantingscel eigenlijk niets gepraeformeerd; alles komt van buitenaf en wordt slechts in die voortplantingscel opgeborgen om naar latere generaties over te gaan. Van alle praemendelistische erfelijkheidsbeschouwingen staat die van DARWIN het meest aan epigenetischen kant; door de veronderstelling der transportmogelijkheid van gemmulae laat ze ruimte aan alle mogelijke fantasie.

Toch is de pangenesis-hypothese van DARWIN historisch van grooter beteekenis geweest, dan de theorie van SPENCER, èn omdat ze de eerste consequente uitwerking vormde van de reeds bij HIPPOKRATES in vager vorm te vinden veronderstellingen (vgl. MAY 1917) èn vooral omdat ze meer de algemeene aandacht getrokken heeft en daardoor uitgangspunt geworden is voor andere onderzoekers, die allen min of meer belangrijke wijzigingen in DARWINS uiteenzettingen hebben aangebracht.

In verschillende richtingen waren zulke veranderingen te vinden: in positieve en in negatieve richting. D. w. z. lang niet iedere theorie der erfelijkheid, die in plaats van DARWINS pangenesis gesteld werd, was een verbetering; er zijn er, zooals wel de plastidulen-hypothese van HAECKEL (1876), die beter als produkten van een dichterlijk-fantastischen geest beschouwd kunnen worden, dan als ernstig-wetenschappelijke, op feiten gebaseerde hypothese. Terecht kenmerkt NAEGELI (1884. p. 81) de theorie van HAECKEL als „ein Product der Naturphilosophie und als solches so gut wie jedes andere aus der gleichen Quelle erflossene Product. Ihr Fehler wie bei jeder naturphilosophischen Lehre ist der, dass sie ihre Ahnungen als Thatsachen ausgibt and für dieselben unpassende naturwissenschaftliche Bezeichnungen braucht und in unberechtigter Weise naturwissenschaftliche Bedeutung in Anspruch nimmt”.

Ditzelfde verwijt zouden we tegen een groot aantal jongere erfelijkheids-theorieën kunnen aanvoeren, die alle gepoogd hebben een voorstelling te vormen van de moleculaire werkingen, die in het materiele, aan erfelijkheid ten grondslag liggende, substraat plaats vinden. Die theorieën, talrijk als het zand der zee, zullen we hier dan ook terzijde laten; daarover kan men bij DELAGE (1895) voldoende uiteenzettingen vinden. Dat daaronder ook de Micellair-hypothese van NÄGELI zelf (1884) behoort gerekend te worden, is aan NÄGELI'S eigen al te philosophische natuur te wijten. Iedere gedetailleerde uitwerking eener hypothese aangaande de natuur der pangenen, van den stoffelijken grondslag der erfelijke eigenschappen is nog tegenwoordig hypothese, al begint er sedert eenige jaren een experimenteel-gevonden basis te komen, waarop voortgebouwd kan worden; hoeveel te meer had dit betrekking op den tijd vóór 1900, toen over dat probleem nog niet eens hypothesen, slechts fantastische beschouwingen gegeven konden worden.

Werkelijke verbetering van DARWINS pangenesis-hypothese was echter alleen te krijgen, door haar te ontleden in haar verschillende onderdeelen en dan ieder dier onderdeelen als op zichzelf staand probleem te onderzoeken. Onmiddellijk valt dan een punt op, dat ook reeds spoedig na de publicatie den aandacht getrokken heeft en dat de zwakste plek in de pangenesis-constructie was: de transporteerbaarheid der pangenen.

Daartegen trok de meerderheid der onderzoekers te velde; daarin werd dan ook terecht het zwaartepunt gezocht van de pangenesis-hypothese. Niet iedere aanval was even krachtig; in de jaren na 1870 werd de voornaamste bestrijding gevoerd door BROOKS (1883), DE VRIES (1889), GALTON (1876, 1889) en WEISMANN (1883 e. a.). Die genoemde volgorde drukt vrijwel de verschillen in standpunt uit, die tusschen DARWIN en de genoemde onderzoekers lagen, BROOKS' tegenstand het zwakste, die van WEISMANN het sterkste.

Allereerst de beschouwingen van BROOKS. Hij zelf karakteriseert de hoofpunten van zijn „new theory of heredity” met de volgende woorden (1883, p. 81—82):

„The union of two sexual elements gives variability. Conjugation is the primitive form of sexual reproduction Here the fun-

ctions of the two elements are alike, and the union of parts derived from the bodies of two parents simply insures variability in the offspring.

„In all multicellular organisms the ovum and the male cell have gradually become specialized in different directions.

„The ovum is a cell which has gradually acquired a complicated organization, and which contains material particles of some kind to correspond to each of the hereditary characteristics of the species.

„The ovum, like other cells, is able to reproduce its like, and it not only gives rise during its development to the divergent cells of the organism, but also to cells like itself.

„The ovarian ova of the offspring are these latter cells, or their direct unmodified descendants.

„Each cell of the body is, in a morphological sense, an independent individual. It has the power to grow, to give rise by division to similar cells, and to throw off minute germs. During the evolution of the species it has by natural selection acquired distinctive properties or functions, which are adapted to the conditions under which it is placed. So long as these conditions remain unchanged it performs its proper function as a part of the body; but when, through a change in its environment, its function is disturbed and its conditions of life become unfavorable, it throws off small particles which are the germs or „gemmules” of this particular cell.

„These germs may be carried to all parts of the body. They may penetrate to an ovarian ovum or to a bud, but the male cell has gradually acquired, as its especial and distinctive function, a peculiar power to gather and store up germs.

„When the ovum is fertilized each germ or „gemmule” unites with, conjugates with, or impregnates, that particle of the ovum which is destined to give rise in the offspring to the cell which corresponds to the one which produced the germ or gemmule; or else it unites with a closely related particle, destined to give rise to a closely related cell.

„When this cell becomes developed in the body of the offspring it will be a hybrid, and it will therefore tend to vary.

„As the ovarian ova of the offspring share by direct inheritance

all the properties of the fertilized ovum, the organisms to which they ultimately give rise will tend to vary in the same way.

. „A cell which has thus varied will continue to throw off gemmules, and thus to transmit variability to the corresponding part in the bodies of successive generations of descendants until a favorable variation is seized upon by natural selection”.

Drie punten zijn terstond aan te wijzen, ten opzichte waarvan BROOKS' uiteenzetting anders is dan die van DARWIN. In de eerste plaats is de vervoerbaarheid der stoffelijke kiempjes zeer beperkt; bij DARWIN gaf iedere normale cel een kiempje af, bij BROOKS doen de cellen dit alleen wanneer ze onder abnormale verhoudingen zich ontwikkelen; dus is eigenlijk volgens deze opvatting het transport van kiempjes een oorzaak van variabiliteit, niet van erfelijkheid. In de tweede plaats zijn het in het bijzonder de mannelijke voortplantingscellen, die de afgestooten kiempjes opvangen en verzamelen, een merkwaardige en ons tegenwoordig vrijwel waardeloos schijnende verandering in de pangenesis-hypothese. En ten derde wil BROOKS, al drukt hij zich te dien opzichte niet in overduidelijke bewoordingen uit, de toekomstige eicellen direct afleiden van de bevruchte eicel, immers zij „share by direct inheritance all the properties of the fertilized ovum”. Van die punten zijn het eerste en het derde ongetwijfeld de belangrijkste; ze wijzen beslist in een meer praeformatistische richting, die BROOKS wilde ingaan, maar hij deed dit eigenlijk alleen uit reactie tegen de tever doorgevoerde epigenetische uiteenzettingen van DARWIN.

Meer nog aan de zijde der praeformatisten schaaft zich DE VRIES, die in 1889 in plaats van DARWIN'S intercellulaire een intracellulaire pangenesis plaatst. M. a. w. DARWIN nam het vervoer van gemmulae aan van de lichaamscellen door het lichaam heen naar de voortplantingscellen; DE VRIES ontkent dit ten sterkste, meent dat de pangenen uitsluitend vanuit de celkern naar het protoplasma kunnen gaan en in dit laatste zich kunnen blijven rondbewegen. Er bestaat dus geen gelegenheid om veranderingen in de lichaamscellen, ontstaan tengevolge van veranderde uitwendige omstandigheden, op de nakomelingen over te brengen. DE VRIES' intracellulaire pangenesis is meer een hypothese ter verklaring van de differentiatie der lichaamscellen; dan van de erfelijkheid; temeer

waar DE VRIES zich ten opzichte der erfelijkheid vrijwel geheel aan de zijde van WEISMANN plaatst.

Principieeler erfelijkheidstheorie dan de intracellulaire pangenesia, was reeds jaren tevoren, ongeveer tegelijk met DARWIN, gegeven door GALTON, en hij was dan ook eigenlijk de eerste belangrijke tegenstander der darwinistische pangenesishypothese. GALTON zag onmiddellijk de groote moeilijkheden, die de transporthypothese opleverde. Hij begon met enkele proefnemingen in elkaar te zetten, die deal of niet houdbaarheid dezer veronderstelling moesten kunnen aantonen. In zijn autobiographie vertelt hij daáover: „According to DARWIN's theory, every element of the body throws off gemmules, each of which can reproduce itself, and a combination of these gemmules forms a sexual element. If so, I argued, the blood which conveys these gemmules to the places where they are developed, whether to repair an injured part or to the sexual organs, must be full of them. They would presumably live in the blood for a considerable time. Therefore if the blood of an animal of one species were largely replaced by that of another, some effect ought to be produced on its subsequent offspring. For example, the dash of bull-dog tenacity that is now given to a breed of greyhounds by a single cross with a bull-dog, the first generation corresponding to a mulatto, the second to a quadroon, the third to an octoroon, and so on, might be given at once by transfusion. Bleeding is the simplest of operations, and I knew that transfusion had been performed on a large scale; therefore I set about making minute inquiries”.

„These took a long time, and required much consideration. At length I determined upon trying the experiment on the well-known breed of rabbits called silver greys, of which pure breeds were obtainable, and to exchange much of their blood for that of the common lop-eared rabbit; afterwards to breed from pairs of silver greys in each of which alien blood had been largely transfused. This was done in 1871 on a considerable scale. I soon succeeded in establishing a vigorous cross-circulation that lasted several minutes between rabbits of different breeds, as described in the Proceedings of the Royal Society, 1871. The experiment were thorough, and misfortunes very rare. It was astonishing to see how quickly the rabbits recovered after the effect of the anaesthetic had

passed away. It often happened that their spirits and sexual aptitudes were in no way dashed by an operation, which only a few minutes before had changed nearly one half of the blood that was in their bodies. Out of stock of three silver grey bucks and four silver grey does, whose blood had been thus largely adulterated, and of three common bucks and four common does whose blood had been similarly altered, I bred eighty-eight rabbits in thirteen litters without any evidence of alteration in breed. All this is described in detail in the Memoir". (1908 p. 296—7.)

Belang heeft dit citaat niet zoozeer om den uitslag der proeven, als wel omdat het bewijst, dat GALTON toentertijd een juist inzicht had in den weg, die alleen leiden kan tot een gegronde beoordeeling eener hypothese. Die weg was het experiment.

Dat GALTONS proefnemingen voor de transporthypothese geen steun konden vinden, verwondert ons tegenwoordig geenszins; dat ze ondanks de vrij zwakke plekken, waarvan zijn experimenten niet vrij waren, voor hem van doorslaande beteekenis geweest zijn, heeft zijn goede zijde gehad, omdat GALTON daardoor gekomen is tot eigen opvattingen, die van de darwinistische hemelsbreed verschilden.

GALTON was op het gebied der erfelijkheid reeds een vooraanstaand man, toen DARWINS pangenesis verscheen; hij had weliswaar toen nog niet meer dan een klein artikeltje over erfelijkheid van talent en karakter gepubliceerd, maar was reeds lang bezig met een uitgebreide studie van hetzelfde materiaal, kort na DARWINS Variation verschenen als „Hereditary genius" (1869). Daarin verklaart GALTON, onder den eersten indruk dien de genialiteit van de pangenesis-hypothese op hem gemaakt heeft, dat „the theory of Pangenesis brings all the influences that bear on heredity into a form, that is appropriate for the grasp of mathematical analysis" (1869. p. 358). Meer zegt hij er niet over; hij wil wel de juistheid veronderstellen, maar gelooft toch, dat die nog bewezen zal moeten worden.

Zeven jaar later heeft hij zijn standpunt ten opzichte der pangenesis-hypothese kunnen vaststellen; in een artikel van klassieke waarde „A Theory of Heredity" (1876) steunt hij op zijn proefnemingen, waarvan de uitkomsten negatief waren, en stelt hij in plaats van de pangenesis een andere erfelijkheids-theorie voor.

Alle gevallen, waarvoor een erfelijkheidstheorie een verklaring moet geven, kunnen geschikt in twee groepen verdeeld worden: de eene omvat alle aangeboren eigenaardigheden, die ook in een of meer der voorouders als aangeboren voorkwamen, de andere die eigenschappen, die niet als aangeboren bij de voorouders gevonden werden, maar voor het eerst tijdens hun leven tengevolge van veranderde levensomstandigheden werden verkregen. Van deze beide groepen is de eerste de meest belangrijke om het groote aantal vaststaande feiten dat daartoe behoort; de tweede omvat veel gegevens van twijfelachtige waarde. De verschijnselen van de eerste groep moeten voor de andere verklaard worden; een erfelijkheids-theorie heeft vooral daarmee rekening te houden. GALTON wil gaarne aannemen, dat aan alle erfelijke eigenschappen bepaalde „organic units” ten grondslag liggen, maar hij komt terug van de opvatting, dat er tusschen deze eenheden geen verband zou bestaan. Ze vormen met hun alle een geheel, een totaal, dat hij *stirp* noemt. „Before proceeding, I beg permission to use, in a special sense, the short word „*stirp*” derived from the Latin *stirpes*, a root, to express the sum-total of the germs, gemmules, or whatever they may be called, which are to be found, according to every theory of organic units, in the newly fertilized ovum” (1876 p. 330).

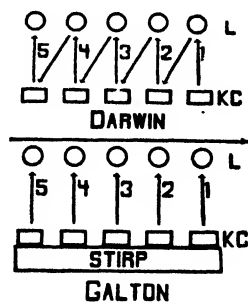
Met het invoeren van deze uitdrukking doet GALTON een zeer belangrijke stap terug van de door DARWIN aangenomen geheel onafhankelijke gemmulae; alle gemmulae behooren bij elkaar en vormen samen een geheel. Toch neemt ook GALTON wel het bestaan van deze eenheden in zijn beschouwingen op: „Four postulates seem to be almost necessarily implied by any hypothesis of organic units and are included in that of pangenesis. The first is, that each of the enormous number of quasi-independent units of which the body consists, has a separate origin, or germ. The second is, that the *stirp* contains a host of germs, much greater in number and variety than the organic units of the bodily structure that is about to be derived from them; so that comparatively few individuals out of the host of germs, achieve development. Thirdly that the undeveloped germs retain their vitality: that they propagate themselves while still in a latent state, and contribute to form the *stirps* of the offspring. Fourthly that organization wholly depends

on the mutual affinities and repulsions of the separate germs; first in their earliest stirpal stage, and subsequently during all the processes of their development." (1876. p. 331).

Geheel nieuw en bij geen zijner voorgangers zoo helder uitgesproken is hierin de derde stelling: dat de kiempjes zichzelf vermenigvuldigen, terwijl ze in een latenten toestand verkeeren, en bijdragen om de „stirp" van de nakomelingen te vormen. Scherper zegt hij nog hetzelfde in deze woorden: „We have thusfar dealt with three agents: (1) the stirp, which is an organised aggregate of a host of germs; (2) the personal structure, developed out of a small portion of those germs; and (3) the sexual elements, generated by the residuum of the stirp." (1876. p. 343). Er is dus geen sprake meer van een verzamelen van gemmulae in de voortplantingscellen, maar van een doorlopende keten, die de voortplantingscellen van een individu vormen met die van zijn nakomelingen. In GALTON's hoofdwerk over erfelijkheid in het algemeen: „Natural inheritance", drukt hij zijn opvatting zóó uit: „It appears that there is no direct hereditary relation between the personal parents and the personal child, but that the main line of hereditary connection unites the sets of elements out of which the personal parents had been evolved with the set out of which the personal child was evolved. The main line may be rudely likened to the chain of a necklace, and the personalities to pendants attached to its links" (1889. p. 19).

Het essentieele verschil tusschen deze beide opvattingen: het pangenentransport van DARWIN en de stirpopvatting van GALTON kunnen we weer door een figuur verduidelijken.

Men vindt dit schema in figuur 2. Uit de kiemcellen of voortplantingscellen (KC) wordt het lichaam van het organisme (L) gevormd; volgens DARWIN geeft dit weer aanleiding tot nieuwgevormde kiemcellen, terwijl volgens GALTON de kiemcellen, waaruit de individuen der volgende generatie ontstaan, direct aan het residu van erfelijke substantie, de stirp, hun oorsprong danken.



Figuur 2.

Toch wist ook GALTON ondanks zijn uitgesproken praeformatistische standpunt zich niet geheel en al aan epigenetische invloeden



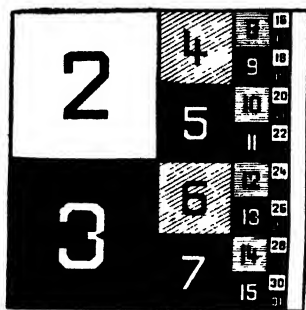
te onttrekken. Er waren in zijn tijd nog steeds argumenten te over aan te voeren voor een „erfelijkheid van verworven eigenschappen”, die dus neerkomt op een verandering van de stirp, van den erfelijken aanleg van het organisme, door de uitwendige omstandigheden, dus via de lichaamscellen òf direkt. Die veranderingen in de „stirp”, die hij meende te moeten aannemen, waren wel, vergeleken met de erfelijkheid zelf, van ondergeschikte beteekenis, maar ze waren toch voldoende aanleiding voor hem om een achterdeur open te houden. Er waren individueele verschillen tusschen organismen, die van dezelfde „stirp” afkomstig waren, en die „individueele variabiliteit” kon twee oorzaken hebben. „Individual variability depends upon two factors; the one is the variability of the germ and of its progeny; the other is that of all kinds of external circumstances, in determining which out of many competing germs of nearly equal suitability, shall be the one that becomes developed. The variability of germs under changed conditions, and that of their progeny may be small, but it is undubitable; absolute uniformity being scarceley conceivable in the condition and growth, and therefore in the reproduction of any organism. The law of heredity goes no farther than to say, that like *tends* to produce like; the tendency may be very strong, but it cannot be absolute. The effect of the second of the factors mentioned above, is that a very slight variation in the germs may have a momentous effect in the personal structure that is developed out of a comparatively small number of them. There are numerous competing germs in the place of each unit of structure, and only one of the competitors can succeed in any case”. (1876. p. 338). En bovendien acht hij het nog noodig, al is het in zeer geringe mate, kiempjes-transport aan te nemen. „Each cell may be supposed to throw off a few germs—that find their way into the circulation and thereby to acquire a chance of occasionally finding their way to the sexual elements and of becoming naturalised among them”. (1876. p. 346).

Een ander punt, dat GALTON in verband met zijn stirp-theorie onder oogen moest zien, was dat van de verhouding der *beide* ouders met betrekking tot hun nakomelingen. Stamde een organisme slechts van een enkel ander af, dan liet de stirp zich als onverbreekbare keten tusschen alle voortplantingscellen der opvolgende generaties gemakkelijk aannemen; werd echter een individu uit

twee ouders geboren, dan maakte dit een andere uiteenzetting noodig. Daarop gaat GALTON uitvoerig in in een verhandeling over „The average contribution of each several ancestor to the total heritage of the offspring” (1897). Hierin en in een kort artikel in *Nature* fundeert hij een nieuwe erfelijkheidswet; „It is that the two parents contribute between them on the average one half or (0.5) of the total heritage of the offspring; the four grandparents, one-quarter or  $(0.5)^2$ ; the eight great-grandparents, one-eighth, or  $(0.5)^3$ ; and so on. Thus the sum of the ancestral contributions is expressed by the series  $\{ (0.5) + (0.5)^2 + (0.5)^3, \text{ etc} \}$  which, being equal to 1, accounts for the whole heritage.” (1897. p. 402).

Schematisch stelde GALTON het volgende jaar (1898) zijn opvatting omtrent het aandeel, dat de voorouders aan de erfelijke structuur der nakomelingen hebben zouden, voor door de in figuur 3 weergegeven afbeelding. Als 2 en 3 zijn hierin de ouders, als 4, 5, 6 en 7 de grootouders, als 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14 en 15 de overgrootouders enz. aangegeven, terwijl het geheele vierkant den erfelijken aanleg van het individu bevat (figuur 3).

Dat was de stirp-leer in haar uiterste consequentie doorgevoerd; en indien dit juist was, dan zouden de verschillen tusschen individuen, welke van eenzelfde paar ouders afstammen, uitsluitend het gevolg moeten zijn van levensomstandigheden. Zulke individuen vormen een „fraternity” en over de verschillen in fraternities zegt hij dan ook: „Circumstance comprises all the additional accidents and all the peculiarities of nurture both before and after birth, and every influence that may conduce to make the characteristics of one brother differ from those of another” (1889. p. 195).



Figuur 3 (naar Galton).

Het is jammer, dat GALTON, die hier en daar in zijn werk toonde veel waarde te hechten aan experimenten ten bewijze van een bepaalde opvatting, ten opzichte van dit laatste punt niet meer waarde heeft weten te hechten aan de experimenten van MENDEL. Hij heeft MENDEL'S werk gekend en is zelfs tot het inzicht gekomen,

dat „MENDEL clearly showed that there were such things as alternative atomic characters of equal potency in descent” (1908. p. 308). Maar hij heeft niet begrepen, dat de eenvoudige resultaten van MENDELs werk zijn „law of ancestral inheritance” overboord wierpen, en dat het eenvoudige door MENDEL aangetoonde feit: de door een organisme gevormde voortplantingscellen kunnen onderling van zeer verschillenden erfelijken aanleg zijn, met die wet in flagranten strijd was. Dat is jammer, omdat de stirpleer een goede vooruitgang was in praefORMATISTISCHE richting, en die vooruitgang thans overschaduwde werd door een tever doorgevoerde, en daardoor onjuiste consequentie.

Zóóver moest men dus praefORMATISTISCHE beschouwingen niet doorvoeren; langs dezen laatsten door GALTON aangegeven weg, loopen ze op een dood spoor. Dit is juist gezien door den laatste der op den voorgrond tredende praemendelistische erfelijkheidstheoretici, AUGUST WEISMANN, die in de rij tevens de meest volhardende praefORMATIST geweest is. WEISMANN's positie ten aanzien van het erfelijkheidsvraagstuk was een geheel andere dan die van GALTON; WEISMANN stond middenin de levendige en opgewekte sfeer van onderzoekingen en beschouwingen, die in de tweede helft van de negentiende eeuw de Duitse natuurwetenschap kenmerkte; hij nam zelf een groot deel daarvan voor zijn rekening, werkte en publiceerde over veel zoölogische onderwerpen en was onder de vooraanstaande mannen in Duitschland een der meest geziene. Terwijl GALTON sterk op zichzelf aangewezen was, vrijwel alleen stond en niet beschikte over een breede kennis van biologische gegevens, had WEISMANN ruimer materiaal tot zijn beschikking, stond hij in nauw contact met de groote geesten op het gebied van bevruchtungs- en voortplantingsleer, was hij tijd- en landgenoot en gelijke van O. HERTWIG en STRASBURGER. Zoo kon WEISMANN zijn opvattingen steviger fundament geven, dan GALTON, die meer de man van de geniale intuïtie was.

Reeds hadden BÜTSCHLI (1876), JÄGER (1878) en NUSSBAUM (1880) opvattingen verkondigd, analoog aan de stirp-theorie van GALTON; toen WEISMANN, na eenige voorafgaande min of meer vage beschouwingen in 1885 voor den dag kwam met zijn rede over de continuïteit van het kiemplasma op de Naturforscherversammlung in Straatsburg en spoedig daarop ditzelfde onderwerp in een uit-

voorige verhandeling aan de natuurwetenschap voorlegde (1885). JAGER had in zijn werk de meening geopperd, dat het lichaam van hoogere organismen uit tweeërlei cellen zou bestaan; uit ontogenetische en uit phylogenetische, waarvan de laatsten, de voortplantingscellen niet als produkt van de eersten, de lichaamscellen gevormd worden, maar direkt van de voortplantingscellen der ouders afstammen. Hij beschouwde het vrijwel als bewezen, „dat de vorming der voortplantingsstoffen reeds in de eerste stadiën van het embryonale leven plaats vindt”. En dit is later ook de grondslag geweest, waarop WEISMANN zijn theorie over de continuïteit van het kiemplasma bouwde. Ook hij meende, en in enkele gevallen toonde hij dit ook door eigen onderzoek aan, dat reeds vroeg tijdens het embryonale leven, bepaalde deelen afgezonderd worden, die dan later den oorsprong zouden vormen van de toekomstige voortplantingscellen; deze deelen werden eigenlijk uit de verdere ontwikkeling van bevruchte eicel tot volwassen lichaam uitgeschakeld en zoolang bewaard, tot het tijdstip van rijpheid van dit lichaam gekomen zou zijn en dit zelf voor de voortplanting geschikt zou worden.

Zooals gezegd, had WEISMANN over deugdelijker gegevens te beschikken, dan zijn voornaamste voorganger GALTON. Dat had dan ook tengevolge, dat hij zijn theorie niet alleen beter kon grondvesten, maar ook verder kon uitwerken. De gevallen, waarin de vorming der toekomstige voortplantingscellen direct uit de bevruchte eicel kon worden vastgesteld, waren zeldzaam (Dipteren); daarom ging WEISMANN een stap terug van de stirp-leer en meende, dat ook aan enkele somatische cellen zoo nu en dan kiemplasma, bevattend *alle* erfelijke eigenschappen van het organisme, meegegeven werd. „Wenn die Keimzellen aber auch nur wenige Zellgenerationen später sich abspalten, so ist der postulierte Zusammenhang von elterlicher and kindlicher Keimzellen unterbrochen, denn eine Embryonalzelle, deren Nachkommen nur zum Theil Keimzellen werden, zum andern Theil aber somatische Zellen, kann unmöglich die Natur einer Keimzelle besitzen, ihr Idioplasma kann dem der elterlichen Keimzelle nicht gleich sein. Ein Zusammenhang zwischen Keimsubstanz des Elters und des Kindes, ist auch hier nur dann herzustellen, wenn man eine Beimischung unveränderten Keimplasmas zu dem somatischen Kernplasma gewisser Zellenfolgen zugibt.”

(1885. p. 56). Dat doet echter aan de continuïteit van het kiemplasma geen afbreuk; de doorlopende keten is er, en dat is het principiele punt.

Waar GALTON zich nog zeer vaag uitliet over de samenstelling en de localisatie der stirp, kon WEISMANN verder gaan; het was door het werk en de beschouwingen van O. HERTWIG, STRASBURGER en hemzelf wel als zeer aannemelijk vastgesteld, dat de kern in de kiemcel de bewaarplaats van dit kiemplasma was, terwijl ook de inwendige structuur van den kern, de chromosomen met hun aanhang toen bekend begonnen te worden. Het is WEISMANN's groote verdienste, dat hij deze gegevens naar hun beteekenis heeft weten te verwerken; dit stelde hem in staat een tot in details doorgevoerde theorie op te stellen. In 1892 geeft WEISMANN die theorie voor het eerst in het licht; een uitvoerig werk, uitsluitend aan het kiemplasma en zijn beteekenis voor de erfelijkheid gewijd. In het kort komt het door hem geconstrueerde gebouw van den erfelijken grondslag der lichaamseigenschappen hierop neer. Het door NAEGELI zoogenoemde idioplasma, het substraat van alle erfelijke eigenschappen in de voortplantingscel, is volgens WEISMANN gezeteld in de chromosomen; hij had reeds vroeger voorgesteld, die chromosomen niet zoodanig, maar Idanten te noemen (1891. p. 39). Iedere idant zou nu samengesteld zijn uit een aantal naast elkaar liggende kogelvormige lichaampjes, de Iden, „jene bisher als Mikrosomen bezeichneten Kügelchen, welche bei manchen Thieren, vor Allem bei dem in Hinsicht der Kernstruktur bestgekannten Thier, der *Ascaris megalocephala*, den einzelnen Idanten zusammensetzen.” (1892. p. 90). Die Iden zijn weliswaar eenheden; „eine geschlossene Lebenseinheit mit fester Architektur”, maar toch niet enkelvoudig. Hun onderdeelen zijn natuurlijk van meer beperkte beteekenis: iedere cel of cellengroep van het volwassen lichaam is in de Ide vertegenwoordigd door een determinante, op zichzelf gesloten lichaampjes, ongeveer vergelijkbaar met de gemmulae van DARWIN, maar vastliggend in de Ide, niet transporteerbaar. Zooals iedere cel of cellengroep nu nog haar bepaalde eigenschappen bezit, zoo moet voor ieder dezer eigenschappen ook een verantwoordelijk fundament in het kiemplasma aanwezig zijn; ook de determinante is dus niet eenvoudig, maar op haar beurt weer samengesteld uit een groep van definitieve levenseenheden, die door WEISMANN

biophoren genoemd worden. Zoo is dus iedere idant, ieder chromosoom opgebouwd uit iden; iedere ide bevat determinanten, die voor bepaalde cellen of cellengroepen verantwoordelijk zijn en iedere determinante is weer samengesteld uit groepen van biophoren, die alle een bepaalde eigenschap vertegenwoordigen.

In de richting van de architectuur der erfelijke eigenschappen is WEISMANN's theorie dus heel wat verder uitgewerkt dan die van GALTON; ook in ander opzicht is ze daarvan verschillend. GALTON had op grond van zijn statistisch materiaal de erfelijke constitutie van ieder organisme samengesteld uit bijdragen van beide ouders, de vier grootouders, enz. Daarvan is nu bij WEISMANN geen spoor te vinden. Hij had het voordeel de cytologische bevruchtungsprocessen te kennen en hun beteekenis voor de erfelijkheid in te zien. „Das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung beruht also auf der Vermischung je zweier individuell verschiedener Vererbungstendenzen, oder materiell gesprochen, auf der Vereinigung zweier Vererbungssubstanzen in der Anlage zu einem Individuum" (1892. p. 308). Dat zou nog in de lijn van GALTON kunnen liggen, maar WEISMANN zag terecht in, dat niet alleen de amphimixis, ook de zoogenaamde reductiedeeling, waardoor de voortplantingscellen gevormd worden en waardoor zooals bekend is, het aantal chromosomen weer tot de helft teruggebracht wordt, met de erfelijkheidsverschijnselen in betrekking staat. „Wenn die Idanten während der Ontogenese, also von der befruchteten Eizelle bis zu den Keimzellen des neuen Bion im Wesentlichen dieselben bleiben, dann können wir aus gewissen Vererbungserscheinungen schliessen, dass die Reduction der Ide auf die Hälfte nicht im Voraus bestimmte und immer die gleichen Idgruppen von einander trennt, sondern wechselnde, bald diese, bald jene. Die Folge davon muss sein, dass die Keimzellen ein und desselben Bion (= organisme) ganz verschiedene Combinationen von Iden enthalten, also auch eine ganz verschiedene Mischung der im Keimplasma der Eltern dieses Bion enthaltenen Anlagen.... Der Erfolg würde eine mässige Verschiedenheit der Keimzellen eines Bion auf ihren Gehalt an Vererbungsanlagen sein. In dem angenommenen Falle von nur vier Kernstäbchen würden nur sechs Combinationen von Idanten möglich sein, also auch nur sechs in Bezug auf Anlagen verschiedener Keimzellen-Arten. Die Zahl der

möglichen Combinationen wächst nun aber sehr bedeutend, so dass schon bei acht Idanten siebzig Combinationen, bei sechszehn 12,870 möglich werden." (1892. p. 321-322).

Een principieele tegenstelling dus tegenover de door GALTON aangenomen gelijkheid in erfelijken aanleg van de door een organisme gevormde voortplantingscellen; een aannemen van de ongelijkheid dier voortplantingscellen tengevolge der reductiedeeling. Het pleit wel zeer voor de geniale-logische denkwijze van AUGUST WEISMANN, dat hij acht jaar vóór de crisis in de erfelijkheidsleer, voor het belangrijke jaar 1900, waarin MENDELS werk opnieuw bekend werd, het principieele van MENDELS wetten reeds herkend heeft. Schitterender bevestiging van deze hypothese, dan het erfelijkheidsonderzoek na 1900 gebracht heeft, had WEISMANN niet kunnen verlangen.

Wel zullen natuurlijk alle details van WEISMANN's kiemplasma-theorie en haar uitwerking niet juist zijn en zal de door hem opgebouwde constructie der chromosomen niet geheel aanvaard kunnen worden, maar toch moge erop gewezen worden, dat óók voor deze, schijnbaar zoo fantastische en zoo vaak spottend besproken, voorstelling in den laatsten tijd argumenten worden aangevoerd, die het principiële in WEISMANN's opvattingen schijnen te steunen. Men denke slechts aan MORGAN's werk over de localisatie der erfelijke factoren.

Het zal geen nader betoog behoeven, dat WEISMANN's kiemplasmatheorie in verband met de door hem aan bevruchting en reductiedeeling toegekende beteekenissen, geen ruimte laat voor epigenetische beschouwingen. Er is dan ook in het tijdvak voor 1900 geen feller bestrijder van de veranderlijkheid der erfelijke eigenschappen onder invloed van levensomstandigheden geweest, dan WEISMANN. Hij erkent geen enkel bewijs van de „erfelijkheid van verworven eigenschappen” als steekhoudend; hij ontkent deze erfelijkheid ten sterkste en beschouwt daarmee den erfelijken aanleg van een gegeven organisme als onveranderlijk tijdens het leven, slechts onderbroken door „Combinationen” der chromosomen, door de reductiedeeling en de amphimixis. Dáárin ligt het zwaartepunt van WEISMANN's theoretische beschouwingen en daartegen is ook thans nog, na het experimenteele onderzoek der laatste jaren, niets in te brengen.

Want met het keerpunt der eeuwen is een keerpunt ingetreden in de wijze van behandeling der erfelijkheidsvraagstukken. Uit het tijdvak der theoretische beschouwingen, gegrond op waarnemingen, is de erfelijkheidsleer overgegaan in het tijdvak van de controleerbare proefneming. En dit is oorzaak geweest, dat een einde gekomen is aan den tijd, waarin HAECKEL schrijven kon: „Alle Ansichten, welche darüber aufgestellt und in den folgenden Vererbungs-theorien erörtert sind, beruhen auf reiner Mutmassung und sind — streng genommen — metaphysische Spekulationen”. (1911 p. 197). Dat danken we MENDEL.

(Ingezonden: 1 Juni 1920).

### LITTERATUUR.

- BROOKS, W. K., 1883. The law of heredity. A study of the cause of variation, and the origin of living organisms (Baltimore-New York. J. Murphy and Co. Second edition, 1883).
- BÜTSCHLI, O., 1876. Ueber die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte für die Stammesgeschichte der Thiere (Jahresber. d. Senckenberg. Ges. zu Frankfurt a. M. 1876. p. 66.)
- DARWIN, C., 1859. On the origin of species by means of natural selection (London, J. Murray, 1859. Second edition, 1860).
- DARWIN, C., 1868. The variation of animals and plants under domestication. (London, J. Murray, 1868. 2 dln. Second edition, 1888).
- DELAGE, Y., 1895. La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale (Paris, Reinwald et Cie. 1895).
- GALTON, F., 1869. Hereditary genius. An inquiry into its laws and consequences. (London, Macmillan, 1869. Second edition, reprinted 1914).
- GALTON, F., 1871. Experiments in pangenesis by breeding from rabbits of a pure variety, into whose circulation blood taken from other varieties had previously been largely transfused. (Proceed. Royal Soc. XIX. 1870. p. 393—410).
- GALTON, F., 1876. A theory of heredity. (Journal Anthropol.-Institute London. V. 1876. p. 329—348. Revue Scientifique 2me Série X. 1876. p. 198—205).
- GALTON, F., 1877. Typical laws of heredity. (Proc. Royal Institution. London VIII p. 282—301. Nature 1877. p. 492—495, 512—514, 532—533. Revue Scientifique 2me Série. XIII. 1877. p. 385—394).
- GALTON, F., 1889. Natural inheritance (London, Macmillan, 1889).
- GALTON, F., 1897. A new law of heredity (Nature LVI. 1897. p. 235—237).



- GALTON, F., 1897. The average contribution of each several ancestor to the total heritage of the offspring. (Proc. Roy. Soc. London. LXI. 1897. p. 401—413).
- GALTON, F., 1898. A diagram of heredity (illustrating the „Ancestral Law"). (Nature LVII. 1898, p. 293).
- GALTON, F., 1908. Memories of my life (London, Methuen and Co., 1908).
- HAECKEL, E., 1876. Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzugung der Lebenstheilchen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung der elementaren Lebensvorgänge. (Berlin, G. Reimer, 1876).
- HAECKEL, E., 1911. Natürliche Schöpfungsgeschichte (Elfte Auflage. Berlin, G. Reimer, 1911).
- HOFACKER, J. D., 1828. Ueber die Eigenschaften, welche sich bei Menschen und Thieren von den Eltern auf die Nachkommen vererben, mit besonderer Rücksicht auf die Pferdezucht. (Tübingen, C. F. Oslander, 1828).
- JAEGER, G., 1878. Lehrbuch der allgemeinen Zoologie (Leipzig, 1878).
- JOHANNSEN, W., 1917a. Arvelighed i historisk og experimentel Belysning (Andet oplag. Kjöbenhavn-Kristiania. Gyldendalske Boghandel, 1917).
- JOHANNSEN, W., 1917b. Die Vererbungslehre bei Aristoteles und Hippokrates im Lichte heutiger Forschung (Die Naturwissenschaften. V. 1917. p. 389—397).
- LUCAS, P., 1847. Traité philosophique de l'hérédité naturelle dans les états de santé et de maladie du système nerveux (Paris, 1847).
- MAY, W., 1917. Antike Vererbungstheorien (Naturwiss. Wochenschr. N. F. XVI. 1917. p. 9—10).
- MECKEL, J. F., 1812. Handbuch der pathologischen Anatomie (Leipzig, 1812).
- NAEGELI, C., 1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre (München—Leipzig, R. Oldenbourg, 1884).
- NUSSBAUM, M., 1880. Die Differenzirung des Geschlechts im Tierreich (Archiv f. mikrosk. Anatomie. XVIII. 1880. p. 1—121).
- SPENCER, H., 1864. The principles of biology (London, Williams and Norgate, 1864. Revised and enlarged edition 1898).
- VRIES, H. DE, 1889. Intracelluläre Pangenesis. (Jena, Fischer, 1889).
- WEISMANN, A., 1883. Ueber die Vererbung. Ein Vortrag (Jena, Fischer, 1883. Ook in: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Jena, Fischer, 1892. p. 73—122).
- WEISMANN, A., 1885. Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. (Jena, Fischer, 1885. Ook in: Aufsätze etc. 1892. p. 191—302).
- WEISMANN, A., 1891. Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. (Jena, Fischer, 1891. Ook in: Aufsätze etc., 1892. p. 673—826).
- WEISMANN, A., 1892. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. (Jena, Fischer, 1892).

## DE INSCHRIJVING VAN PAARDEN IN DE STAMBOEKEN

door Prof. Dr. H. M. KROON en Dr. G. M. v. D. PLANK  
(Veeartsenijkundige Hoogeschool).

Stamboeken, mits goed ingericht, zijn van groote waarde, omdat zij gegevens verschaffen omtrent het genotype der fokdieren, dat wij dienen te kennen om het overervingsvermogen en dus de fokwaarde te kunnen bepalen. Een goede selectie moet in hoofdzaak berusten op de gegevens uit de stamboeken.

Een tweede nut van goed ingerichte stamboeken is, dat zij materiaal verschaffen voor de studie der erfelijkheidsleer, wat de huisdieren betreft. Vooral wat de groote huisdieren betreft kan van experimenteel onderzoek geen sprake zijn, het studiemateriaal moet uit stamboeken verkregen worden, uit de resultaten der in de praktijk verrichte paringen. Goed ingerichte stamboeken leveren vele gegevens voor de eigenschapsanalyse en voor de studie der overerving. Deze laatste taak der stamboeken moge een idieele zijn, de resultaten van het wetenschappelijk onderzoek komen toch ook weer aan de praktijk der huisdierteelt ten goede.

Er is de laatste jaren reeds veel verbetering in enkele stamboeken gekomen, onder welke een beter contrôle der geboorten en een inschrijven van alle nakomelingen der in het stamboek opgenomen dieren, wel in de eerste plaats genoemd mogen worden.

Ten einde echter de stamboeken nog meer aan bovenbestaande doeleinden te doen beantwoorden, is verder gewenscht, dat niet alleen naam en signalement der dieren worden opgenomen, doch dat zoo nauwkeurig mogelijk van ieder ingeschreven dier een beschrijving of beeld geschreven wordt van alle eigenschappen.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Men neme in aanmerking, dat de auteurs de term eigenschap gebruiken voor het begrip dat men in de genetica met kenmerk pleegt aan te duiden.

Het is wel waar, dat ieder stamboek een bepaald type opneemt en het feit, dat een dier in het stamboek opgenomen is, een waarborg levert, dat het aan dit type beantwoordt, wij wenschen echter èn voor de beoordeeling van het genotype, èn voor de studie der erfelijkheidsleer nauwkeuriger gegevens. Ook kunnen vele dieren, daar alle nakomelingen in hulpboeken ingeschreven worden, niet met het gestelde type overeenkomen.

Bij het rund gaat men in onze stamboeken verder. Behalve het signalement (ras, leeftijd, kleur, afteekeningen en bijzondere kenmerken) wordt een beoordeeling van het exterieur volgens het puntenstelsel, (een puntenschaal) gegeven, neemt men verschillende lichaamsmaten op, deelt men melk- en melkvethoeveelheid mede, welke het dier zelf gedurende een of meer lactatieperioden gegeven heeft, vermeldt men bekroningen enz.

Bij het paard beperkt men zich in den regel tot het signalement (geslacht, ras, schofthoogte, leeftijd, kleur, afteekeningen en bijzondere kenmerken) wordt soms de pijpomvang medegedeeld, en de bekroningen vermeld.

Een nauwkeurige opgave van alle eigenschappen is noodzakelijk; men kan zich beperken tot de afwijkingen van het type, zooals dat door het stamboek is aangegeven. Dit laatste geeft natuurlijk een belangrijke beperking.

Dat werkelijk het opgeven van de eigenschappen in de stamboeken van groot nut is, is bewezen door het feit, dat wij het best ingelicht zijn omtrent de overerving van enkele eigenschappen, die tot nu toe in de stamboeken werden opgegeven. Als zoodanig kunnen wij b.v. noemen de kleuren van het paard en de melkproductie van het rund. Dat wij omtrent de kennis van de overerving dezer eigenschappen door een aantal onderzoekingen der laatste jaren zooveel verder gekomen zijn, ligt alleen daarin, dat de stamboeken het materiaal verschaffen konden.

Wanneer ook andere eigenschappen in de stamboeken worden vermeld zal zeker in de toekomst veel meer bekend worden omtrent deze eigenschappen en hun overerving, een kennis die onmisbaar is, wil de fokkerij werkelijk het succes opleveren, dat zij kan hebben.

Inschrijving van de fokdieren is een dringende eisch, aan namen en signalementen alleen, heeft men in het algemeen niets, slechts

hij, die de paarden door en door kent, kan er, zonder deze gegevens, gebruik van maken.

Daar de stamboeken nog een ander doel hebben, dan ik hierboven heb aangegeven, namelijk dat zij als adresboek moeten dienen voor de koopers van fokmateriaal, en daarom de eigenaars der dieren de minder goede eigenschappen niet gaarne voor de koopers willen weten, bestaat er bij vele leden van stamboeken bezwaar tegen het opgeven van alle eigenschappen der ingeschreven dieren; om dezelfde reden heeft men ook wel bezwaar tegen het inschrijven van alle, ook der niet goede nakomelingen der stamboekdieren.

Ons doel was na te gaan op welke wijze men zou kunnen voldoen aan den eisch, dat alle eigenschappen der dieren uit de stamboeken zijn op te maken, zonder dat daarom te groot nadeel wordt toegebracht aan den handel in fokdieren.

Aan dezen laatsten wensch zal men moeten voldoen, omdat de leden der stamboeken besluiten moeten tot maatregelen, om aan onzen eersten eisch te voldoen.

Toch meenen wij de opmerking niet in de pen te mogen houden, dat een handel, waarbij niets verborgen wordt en de koper alle eigenschappen van de te koopen dieren kent en kan beoordeelen, toch ten slotte aan de fokkerij moet ten goede komen.

Men kan trachten de eigenschappen der dieren aan te geven.

- 1°. *door een nauwkeurige beschrijving der eigenschappen;*
- 2°. *door opname van een ingevulde puntenschaal;*
- 3°. *door opname van verschillende maten;*
- 4°. *door het aangeven der eigenschappen door bepaalde teekens,*  
(een soort stenografie)

#### *1. De nauwkeurige beschrijving der eigenschappen.*

Het eenvoudigst en rationeelst zou zijn om van ieder paard een korte en duidelijke beschrijving te geven. Daar in ieder stamboek een bepaald type wordt opgenomen en dit type nauwkeurig is vastgesteld, kan volstaan worden met beschrijving van de van dit normaaltype afwijkende, hetzij betere of slechtere, terwijl ook aan erfelijke gebreken de aandacht moet worden geschonken.

Wij gelooven niet dat zulk een beschrijving voor de meeste paarden te veel plaats zou innemen.

Wij hebben een willekeurig paard genomen, om er een beschrijving van te geven. Van hetzelfde paard zullen wij later ook volgens de andere methoden de beoordeeling geven, zoodat vergelijken mogelijk is. Nu dus eerst de korte beschrijving.

„*Elegant.*”

*Signalement*, merrie, gekruist Engelsch rijpaard, 7 jaar, 1.72 M. goudvos, breede doorlopende bles, voor halfwitte beenen, l. a. witvoet.

*Omschrijving*. Edel, goed ontwikkeld, matig gespieerd, lange hals hooge schoft, weinig gespieerde rug, lange, iets opgebogen lenden, dakvormig kruis, geiteborst, gewelfde ribben, voorgeschoven schouder, iets onderzich staan, ondiepe voorknie, gecouronneerd, droge pijpen, voorkootgewrichten eenigszins versleten, r en l hazenhak, achterkootgewrichten iets versleten, voor iets onderstandig, Fransch, achter sabelbeenig, weeke kootstand, weinig verheven ruime gang, voor scheppen.

Aan duidelijkheid laat zulk een beschrijving niets te wenschen over en zeker zou men er zoowel voor de bepaling van phenoen genotype als voor de studie der overerving van eigenschappen het meest aan hebben. Daar zulk een beschrijving aan den kooper naast de zeer goede, ook de slechte eigenschappen, de fouten en gebreken aanwijzen vreezen wij, dat het nog lang zal duren voor het geven van zulke omschrijvingen algemeen zal worden.

Mochten de stamboekbesturen ertoe willen overgaan, dan zou dit een belangrijke schrede voorwaarts zijn.

## II. *De opname van de ingevulde puntenschaal.*

Bij de beoordeeling van het rund wordt algemeen gebruik gemaakt van puntenschalen. Men drukt de relatieve waarde der verschillende onderdeelen van het exterieur in cijfers uit, zoodanig, dat de som der cijfers 100 is. Door nu het maximumcijfer voor ieder onderdeel te vermenigvuldigen met een breuk, welke de beoordeeling van ieder onderdeel uitdrukt en de daarvoor verkregen producten samenstellen, krijgt men de geheele beoordeeling.

De breuken worden, zooals in het Nederlandsch Rundveestamboek, wel weer met letters aangeduid.

In vele rundveestamboeken worden de ingevulde puntenschalen (dus de beoordeeling) opgenomen, zoodat men daaruit conclusies kan trekken betreffende verschillende eigenschappen der ingeschreven dieren.

Ook voor het beoordeelen van paarden heeft men meermalen zulke puntenschalen aangegeven en de vraag dient daarom gesteld of opname van dergelijke ingevulde puntenschalen in de paardenstamboeken gewenscht is.

Een zeer uitvoerig puntenstelsel is aangegeven door H. SETTEGAST waarbij het aantal punten op 1000 is gebracht, en alleen onderscheid is gemaakt voor warmbloed en koudbloed. Merkwaardigheidshalve drukken wij die puntenschaal hier af.

*Puntenschaal.*

Onderdeelen	<i>Warmbloed</i>	<i>Koudbloed</i>
	Max. aantal punten.	Max. aantal punten.
1 Normale beweging	75	75
2 Grootte en zwaarte	40	50
3 Hoofdvorming	30	20
4 Hals	30	20
5 Schoft	30	10
6 Ruglengte	40	30
7 Bovenlijn rug (sterkte)	35	30
8 Lenden	40	40
9 Kruislengte	40	40
10 Kruisbreedte	30	50
11 Heupen	10	10
12 Staart	10	10
13 Schouderligging	45	30
14 Schouderlengte	30	30
15 Borstdiepte	40	40
16 Gesloten achter den schouder	25	25
17 Borstbreedte	20	50
18 Ribwelving	20	30
19 Flanken	25	30
20 Huid	20	20
21 Kleur en afteekeningen	20	10
22 Beenlengte	30	40
23 Onderarm	30	30
24 Voorknie	25	20

Onderdeelen	Warmbloed	Koudbloed
	Max. aantal punten.	Max. aantal punten.
25 Pijpbeen v. d. voorbeenen	25	25
26 Koot " " "	25	25
27 Stand " " "	30	30
28 Stand v. d. achterbeenen	30	30
29 Dij	20	20
30 Schenkel	20	20
31 Spronggewricht	30	30
32 Pijpbeen achterbeenen	20	20
33 Koot "	20	20
34 Hoeven "	40	40
	1000	1000

Het spreekt van zelf, dat een puntenschaal voor het rijpaard en een voor het trekpaard niet voldoende is, dat wij voor de verschillende rassen en typen verschillende, voor ieder juist geschikte puntenschalen moeten hebben, evenals wij dat b. v. bij het rund kennen.

Wij hebben beproefd om het paard „Elegant”, volgens deze puntenschaal in te punten. Wij hebben ieder op eigen gelegenheid getracht de cijfers te geven, doch aan ons beiden bleek de onmogelijkheid om, waar voor ieder onderdeel zulk een groot aantal punten gegeven kunnen worden, telkens het cijfer te kiezen dat de relatieve waarde aangeeft. Wij hebben dan ook het in punten moeten opgeven; deze uitvoerige scala bleek practisch onbruikbaar.

Iets beter bruikbaar was de later door SETTEGAST aangegeven 100 deelige puntenschaal.

Voor rijpaard en trekpaard had hij een verschillende puntenschaal. Wij zullen deze hieronder aangeven met den daarnaast ingevulden schaal van ons paard, Elegant.

#### 100 Deelige puntenschaal (Settegast)

Onderdeelen	Rijpaard.	Paard Elegant.	Trekpaard.
	Max. aantal punten.	Behaald aant. punt.	Max. aant. punt.
1 Stamboom v. d. vader	2	0 (onbekend)	1
2 " " " moeder	2	0	1
3 Grootte en zwaarte van het hoofd	1	$\frac{1}{2}$	1
4 Vorm v. h. hoofd	2	$1\frac{1}{2}$	2
5 Oogen	2	$1\frac{1}{2}$	1

<i>Onderdeelen</i>	<i>Rijpaard.</i>	<i>Paard Elegant.</i>	<i>Trekpaard.</i>
	Max. aantal punten.	Behaald aant. punt.	Max. aant. pun
6 Ooren	1	1	1
7 Voorhoofd	1	$\frac{1}{2}$	1
8 Kaken	2	1	1
9 Achterhoofd	1	1	1
10 Mond	1	1	1
11 Neus	1	$\frac{1}{2}$	1
12 Hals	2	2	2
13 Schoft	3	$2\frac{1}{2}$	2
14 Ruglengte	3	$2\frac{1}{2}$	3
15 Sterkte v. d. rug	3	2	3
16 Lenden	3	1	3
17 Kruislengte	3	$2\frac{1}{2}$	3
18 Kruisbreedte	2	$1\frac{1}{2}$	4
19 Heupen	1	$\frac{1}{2}$	2
20 Staartwortel	1	$\frac{1}{2}$	1
21 Staart	1	1	1
22 Schouderligging	3	$1\frac{1}{2}$	2
23 Schouderlengte	3	2	2
24 Boegen	1	$\frac{1}{2}$	2
25 Borstdiepte	4	3	4
26 Borstbreedte	2	1	4
27 Gesloten zijn v. d. schouder	2	1	3
28 Ribben	2	$1\frac{1}{2}$	3
29 Buik	1	1	1
30 Flanken	3	2	3
31 Hongergroeve	2	1	2
32 Huid	2	2	2
33 Kleur en afteekeningen	2	2	1
34 Haar	2	2	2
35 Lengte der beenen	2	$1\frac{1}{2}$	2
36 Onderarm	3	$1\frac{1}{2}$	3
37 Voorknie	3	1	3
38 Voorpijp	3	$2\frac{1}{2}$	3
39 Voorkoot	2	1	2
40 Stand voorbeenen	3	2	3
41 Stand achterbeenen	3	$1\frac{1}{2}$	3
42 Dij, broek	2	$1\frac{1}{2}$	2
43 Schenkel	2	$1\frac{1}{2}$	2



<i>Onderdeelen.</i>	<i>Rijpaard.</i>	<i>Paard Elegant.</i>	<i>Trekpaard.</i>
	<i>Max. aant. punten.</i>	<i>Behaald aant. punt.</i>	<i>Max. aant. punt.</i>
44 Spronggewricht	3	0	3
45 Pijp, achter	2	1 ½	2
46 Koot, achter	2	½	2
47 Hoeven	3	2 ½	3
	100	63 ½	100

Een afzonderlijk cijfer voor algemeen aanzien ontbreekt, een cijfer, dat juist zoo dikwijls dienen kan om een dier, dat wegens een bepaalde fout in een onderdeel slechts een gering aantal punten verliest, flink te kunnen verlagen, als zulk een fout een algemeene beteekenis heeft.

Ook zijn hier de onderdeelen van het hoofd te veel op den voorgrond geschoven en deugt de waardeverhouding der onderdeelen dikwijls niet. Hoe is b. v. te rijmen dat 3 punten voor het spronggewricht en 1 punt voor den staart worden gegeven.

Om verschillende redenen is dus ook deze puntenschaal van SETTEGAST onbruikbaar.

In 1892 werd door de Geldersch.-Overijselsche Maatschappij van Landbouw een honderddeelig puntenstelsel vastgesteld, dat veel eenvoudiger was dan het bovenvermelde, doch dat ook geen lang leven is beschoren geweest.

Hieronder volgt dit puntenstelsel, en ook de opgave van het aantal punten door ons paard. Elegant behaalt bij keuring volgens dit stelsel:

<i>Onderdeelen.</i>	<i>Max. aantal punt.</i>	<i>Aant. punten van Elegant.</i>
1 Hoofd, fijn, recht, goed aangezet	3	2
2 Oogen en uitzicht, groot, levendig zonder gebreken	2	1 ½
3 Ooren, goed geplaatst middelmatig groot	1	1
4 Hals, sierlijk gebogen en niet te zwaar	3	2 ½
5 Schoft, hoog, droog, gevuld	4	3 ½
6 Voorborst en borstkas, goed gespierd gevuld, diep, groot	6	3
7 Rug, recht, kort, breed	4	3
8 Lenden, kort, breed	4	1 ½
9 Flanken en buik, gevuld, kort, matige buik	3	2 ½
10 Kruis, sterk gespierd, weinig hellend	5	3 ½

<i>Onderdeelen.</i>	<i>Max. aantal punt.</i>	<i>Aant. punten van Elegant.</i>
11 <i>Staart, hoog ingeplant</i>	2	1 ½
12 <i>Schouder en bovenarm, lang gespierd en goed liggend</i>	5	3
13 <i>Onderarm, lang gespierd kegelvormig</i>	4	3
14 <i>Knies, breed vlak, gevuld van achteren</i>	3	1
15 <i>Billen en schenkel lang, sterk gespierd</i>	4	3
16 <i>Spronggewricht, groot, droog</i>	8	2
17 <i>Pijp, kogel, koot, sterk gebouwd, breed en niet te lang</i>	8	4 ½
18 <i>Geslachtsdeelen, goed ontwikkeld</i>	2	2
19 <i>Hoeven, hoog en sterk</i>	5	4
20 <i>Haar, kort, zacht, glanzend, goede kleur</i>	2	2
21 <i>Beweging, sierlijk, vierkant</i>	10	5
22 <i>Algemeen aanzien en stand der ledematen, goede verhouding der deelen, vierkant</i>	6	4 ½
23 <i>Afstamming</i>	6	0 (onbekend)
	100	59

Ook deze puntenschaal is vrij uitvoerig. Wel is onder 22 het algemeen aanzien opgenomen, doch het aantal punten daarvoor is laag. Op de waardeering der deelen onderling is ook hier wel wat aan te merken; wij willen daar echter nu niet op ingaan.

Nog zij hier een puntenschaal meegedeeld, die in het voormalig koninkrijk Saksen werd gebruikt. Wij geven ook tevens weer de punten aan onze merrie „Elegant” toegekend.

<i>Onderdeelen</i>	<i>Max. aantal punten.</i>	<i>Punten door Elegant behaald.</i>
<i>Rastype</i>	20	15
<i>Ontwikkeling</i>	10	8
<i>Hoofd en hals</i>	5	3 ½
<i>Voorhand</i>	10	4
<i>Middenhand</i>	10	4
<i>Achterhand</i>	10	6
<i>Broek</i>	5	3 ½
<i>Voorbenen</i>	5	2
<i>Achterbenen</i>	5	1
<i>Stap</i>	10	7
<i>Draf</i>	10	5
	100	59

Het behoeft geen betoog, dat een dergelijke gedrongen puntenschaal voor ons doel weinig zin heeft.

De puntenschalen worden in het algemeen bij de beoordeeling van dieren gebruikt, om verschillende dieren gemakkelijk te kunnen vergelijken.

Voor ons doel hebben de punten echter weinig waarde. Al zijn bij ieder paard de behaalde punten ingevuld, dan hebben wij daar nog te weinig aan voor de beoordeeling der eigenschappen.

Of wij al weten welke cijfers een paard b.v. heeft voor kruis, spronggewricht, stand, gang, voor de beoordeeling der eigenschappen zijn de gegevens geheel onvoldoende.

Bij het rund is men nogal ingenomen met de opname der punten in de stamboeken, bij het paard hebben wij er door de vele van beteekenis zijnde vormen, eigenschappen en gebreken, minder aan.

Het heeft dus weinig zin, dat wij bij de paardenstamboeken op keuring volgens een puntenschaal aandringen. Zelfs is het de vraag, of de rundveestamboeken niet beter het opnemen van de punten zouden kunnen vervangen door een nauwkeurige omschrijving der eigenschappen, op een analoge wijze als voor paarden hieronder nader wordt aangegeven.

### III. *Opname van maten.*

Bij het rund hebben KRÄMER en LYDTIN, vooral getracht het exterieur uit te drukken in maatverhoudingen. De lengte en breedte van verschillende onderdeelen werden uitgedrukt in een standaardafmeting, hetzij de romplengte of de schofthoogte. Ideale maten voor ieder type werden vastgesteld en naar dat de gevonden maten meer of minder met dit ideaaltype overeenkwamen, werden de dieren beoordeeld. LYDTIN heeft zijn systeem in Baden bij de stierenkeuringen in de praktijk ingevoerd, doch men is er spoedig van terug gekomen.

Dergelijke maatverhoudingen hebben voor ons doel geen waarde.

Bij het paard hebben BOURGELAT, ROLOFF, SETTEGAST e. a. een evenredigheidsleer opgesteld, voor verschillende doeleinden ideaalpaarden aangegeven, doch practisch heeft dit geen nut voor de beoordeeling. GOUBAIX en BARRIER, Graaf LEHNDORFF hebben door metingen de beoordeeling van het paard verder trachten te brengen.

Zeker is het, dat bepaalde maten wel waarde hebben, vooral als, zooals in de stamboeken, het type is vastgesteld. Evengoed als b.v. in het Nederlandsch Rundvee-stamboekmaten worden opgenomen, kan men ook in de paardenstamboeken wel maten opnemen, waarbij men dan, naar het type, aan eenzelfde maat verschillende waarde zal hechten.

In verschillende buitenlandsche paardenstamboeken vindt men enkele maten opgegeven, bij ons volstaat men met opgave van de schofhoogte. Als voorbeeld van het opgeven van maten kunnen we noemen de mededeelingen omtrent de ontwikkeling der hengsten van het Rijkshengstveulendepot te Bergen-op-Zoom. Daarin worden opgegeven, hoogte, pijpomvang, lengte, diepte en borstomvang.

Het opnemen van deze en enkele andere maten der paarden in de stamboeken zou zeker voor ons doel waarde hebben.

#### IV. *Het aangeven van bepaalde eigenschappen door teekens (een soort stenografie.)*

Wij hebben getracht de eigenschappen weer te geven met enkele teekens, waardoor de ingewijde in staat is deze te leeren kennen terwijl de gewone gebruiker der stamboeken eerst na de noodige oefening in staat is de beteekenis te begrijpen.

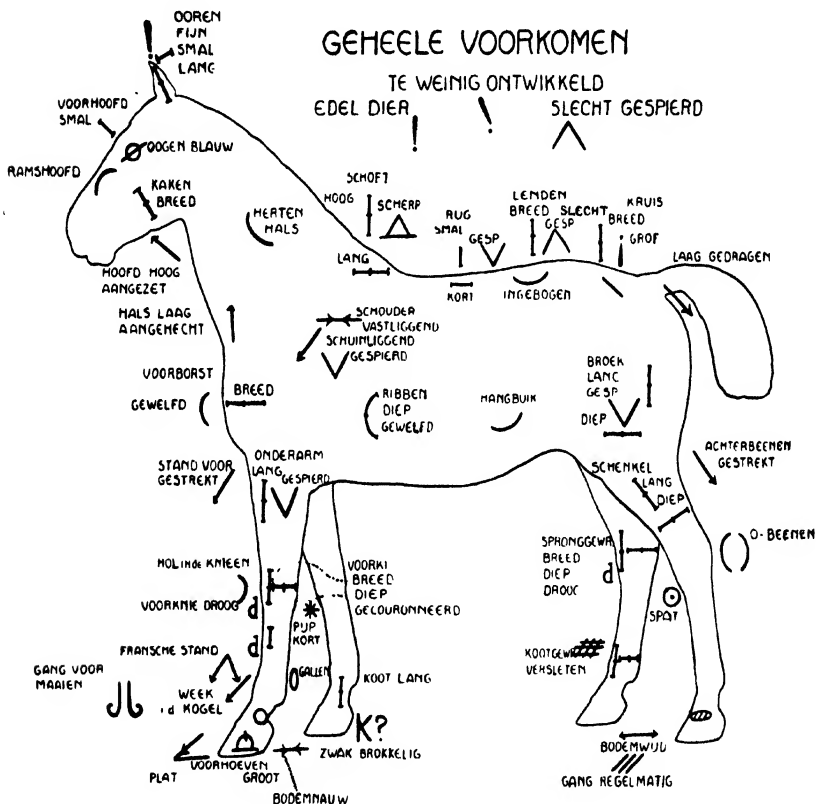
Wij verkrijgen aldus een soort stenografie, zoodat in de stamboeken kan worden opgenomen een stenogram, dat de eigenschappen van het dier aangeeft.

Wij vonden het eerst dat van enkele teekens gebruik gemaakt wordt in de stoeterij te Trakehnen, terwijl wij daarna uit het werkje van WILSDORF: „Die Herdbuchführung im Dienste der Landestierzucht,” zagen dat ook in Saksen wat meer uitvoerig van het aanduiden der eigenschappen van het paard door teekens, werd gebruik gemaakt.

Oppervlakkig beschouwd lijkt dat „spielerei”, doch bij verdere bestudeering kregen wij toch den indruk, dat in deze richting wel wat goeds te krijgen is. Sceptisch gestemd, als wij oorspronkelijk waren, wendden wij ons eerst tot den heer Dr. G. WILSDORF, Algemeen Secretaris van het „Deutsche Gesellschaft für Züchtungskunde” te Berlijn, met verzoek ons te willen meedeelen of de methode van inschrijving in Saksen voldeed en hoe de meening

der fokkers op dat punt was. Wij kregen ten antwoord, dat de methode practisch voldeed en de fokkers er zeer meeingingenomen waren.

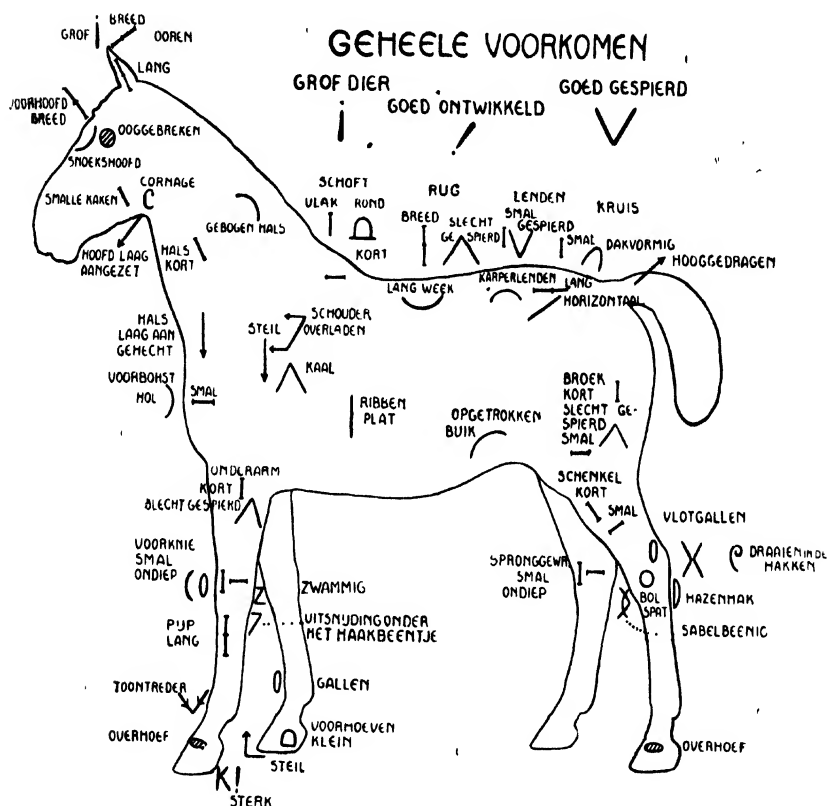
Wij hebben nu getracht een meer uitvoerig en algemeen te gebruiken wijze van inschrijving uit te werken, er daarbij naar strevend, de teekens voor de verschillende eigenschappen der onderdeelen zoo te kiezen, dat er een zeker systeem in zit.



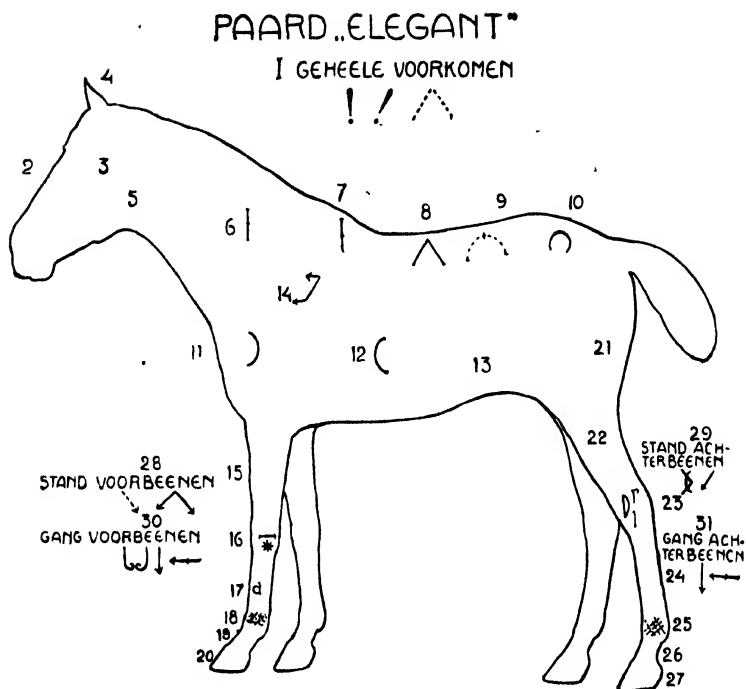
Wij geven hierbij een tweetal omtrekken van een paard waarin wij een groot aantal teekens hebben aangebracht met de verklaring. Zooals men zien kan hebben wij reeds een groot aantal eigenschappen aangeduid, een aantal dat nog vergroot kan worden.

Als men nu deze afbeeldingen heeft bekeken krijgt men den indruk dat het te gecompliceerd is. Men vergeet echter niet, dat wanneer wij in een blanco omtrek de eigenschappen van één stam-

boekdier invullen, dit veel eenvoudiger wordt. In ieder stamboek wordt een bepaald ras of type opgenomen. Wij hebben nu alleen aan te geven de eigenschappen, die uitmunten en die, welke slechter zijn dan bij het type, waarvoor het stamboek dient en verder de fouten en gebreken.



Wanneer wij weer nemen hetzelfde paard „Elegant”, waarvan wij onder I reeds een beschrijving gaven en onder II een paar ingevulde puntenschalen, en daarvan een ingevulde omtrek maken, dan is dat heel wat eenvoudiger. Wij geven hieronder de teekens voor dit paard.








Wij kunnen nu de beschrijving nog vereenvoudigen door de teekens niet aan te brengen in een schetsteekening, doch ze achter elkaar op te schrijven, voorzien van het nummer van het onderdeel waar ze betrekking op hebben.







Deze methode lijkt ons voor practische doeleinden het meest geschikt. reden waarom we ook daarvoor een volledig schema aangeven :




1. *Geheele voorkomen* : Edel dier ! , grof dier | , goed ontwikkeld / , te weinig ontwikkeld \ , goed gespierd V , slecht gespierd ^ .







2 *Hoofd* : lang | , kort I , breede kaken \ , smalle kaken \ , breed voorhoofd — , smal voorhoofd — , ramshoofd ( , smeeekshoofd ) .







(Een lang ramshoofd met smal voorhoofd, en breede kaken wordt dus voorgesteld door de teekens  ,  ,  .









3. *Oogen*. afwijkende kleur (blauw)  , met bijvoeging van r of l ooggebreken  .











4. *Ooren*. lang  , kort  , breed  , smal  , fijn  , grof  .










5. *Aanzetting hoofd*: hoog  , laag  , cornage  .





6. *Hals*: lang  , kort  , gebogen  , hertenhals  , hoog uit de borst komend  , laag aangehecht  .





7. *Schoft*: lang  , kort  , hoog  , vlak  , scherp  , rond  .

8. *Rug*: lang  , kort  , week  , karperrug  , breed  , smal  , gespierd  , slecht gespierd  .

9. *Lenden*: lang  , kort  , ingebogen  , karperlenden  , breed  , smal  , gespierd  , slecht gespierd  , (Een lange, weeke, slecht gespierde rug stellen we voor door de teekens   .










10. *Kruis*: lang  , kort  , recht  , hellend  , horizontaal  , breed  , smal  , dakvormig  , grof  .





11. *Voorborst*: breed  , smal  , hol  , kippenborst  .








12. *Ribben*: diep  , ondiep  , gewelfd  , plat  .












13 *Buik*: hangbuik , opgetrokken .





14 *Schouder*: lang , kort , schuinliggend , steil ,  
vastliggend , los , voorgeschoven of overladen  
, gespierd , kaal .





15 *Onderarm*: lang , kort , gespierd , smal slecht  
gespierd .







16. *Voorknie*: breed , smal , diep , ondiep ,  
droog **d**, zwammig **z**, gallen , gecouronneerd , insnoering  
onder het haakbeentje .







17. *Pijp*: lang , kort , droog **d**, zwammig **z**.








18. *Kootgewricht*: breed , smal , of , zwak of ver-  
sleten , diep , ondiep , gallen .

19. *Koot en kroon*: lang , kort , overhoef , zij-  
been .

20. *Voorhoeven*: groot , klein , plat , hoog ,  
sterk **K!**, zwak brokkelig **K?**

21. *Broek en dij*: lang , kort , breed , smal , ge-  
spierd , slecht gespierd .

22. *Schenkel*: lang , kort , gespierd , slecht gespierd  
, breed , smal .

23. *Spronggewricht*: breed , smal , diep , ondiep  
, **d** of **z**, hazenhak , spat , bolspat .

24 }  
 25 } als { 17  
 26 } 18 vlotgallen 0  
 27 } 19  
 27 } 20

28. *Stand voorbeenen*: gestrekt ↙ , onderstandig ↘ , bodem-  
 wijd ↔ , bodemnauw ⇄ , bokbeening ( , hol in de  
 knieën ) , X-beenen X , O-beenen ( ) , Fransch ↗↘ ,  
 toontreder ↙↘ , te steil in de kogel ↑ , week ↘ .

29 *Stand achterbeenen*: gestrekt ↘ , onderzich ↙ , bodem-  
 wijd ↔ , bodemnauw ⇄ , sabelbeening X , te recht ↑↓ ,  
 koehakkig > < , ruim in de hakken ( ) , Fransch ↗↘ , toon-  
 treder ↙↘ , te steil in de kogel ↑ , week ↘ .









30. *Gangen voor*: Stepgang ↑ , laag ↓ , ruim ↔ , kort  
 ← , maaïen J J , scheppen U U , regelmatig /// , nauw  
 ⇄ , wijd ↔ .

31 *Gangen achter*: goede actie ↑ , laag ↓ , ruim ↔ ,  
 kort ← , draaien in de hakken © , nauw ⇄ , wijd ↔ .

Door combinatie van enkele teekens, zooals b.v. bij de rug is  
 aangegeven, wordt de schrijfwijze nog vereenvoudigd. Bovendien  
 kunnen wij door verdubbeling der lijnen de beteekenis er van ver-  
 sterken en door stippeling verzwakken, b.v. een zeer sterk gespierd  
 onderdeel aanduiden door V en een weinig ingebogen rug  
 door .

Enkele regels zijn nu voldoende om een goede beschrijving te geven van een paard.

Nemen we weer „Elegant” als voorbeeld, dan kunnen we dit als

1 !/△, 6 l, 7 l, 8 △, 9 , 10 ∩, 11 ), 12 ( . 14 , 16 —\*,  
17 d, 18 , 23  renl, 25 , 28 , 29 , 30  ↓ ←, 31 ↓ ←.

Door nu in het stamboek in een paar regels deze teekens in de goede volgorde op te nemen, zijn de eigenschappen vastgelegd.

Zowel voor het leeren kennen van het genotype, maar vooral voor de studie der erfelijkheidsleer wat onze groote huisdieren betreft, is dit van onberekenbaar nut.

Waarschijnlijk zijn verbeteringen en aanvullingen in onze methode aan te brengen. Wenschelijk is het, dat alle stamboeken eenzelfde methode volgen, opdat onderzoekers op het gebied van genetica, die over een groot aantal gegevens moeten beschikken, voor een onderzoek van verschillende stamboeken gebruik kunnen maken.

(Ingezonden: 30 Juni 1920).

### Verbeteringen:

- p. 360 onderaan „smeekshoofd” lees „snoekshoofd”.
- p. 362 21 breed en smal door liggende streepjes.
- p. 363 bovenaan „vlotgallen O” naar vorige bladzijde achter bolspat.

## BOEKBESPREKING.

ÅKERMAN. Å., 1920. Speltlike bud-Sports in common wheat (Hereditas. I. p. 116—127).

In drie verschillende kruisingen van tarwerassen (Ironwheat  $\times$  Thulewheat II; Brown Schlandstedt springwheat  $\times$  Börsumwheat; Sunwheat  $\times$  Rumanian wheat) werden zeer zeldzaam aren gevonden, waarop een deel der pakjes het gewone tarwe-uiteindelijk had, terwijl een ander deel op spelt geleek. Deze speltekalfjes stonden steeds in een sector van de aar gerangschikt; in een geval was het onderste deel der aar sectoriaal gebouwd, terwijl het bovenste uitsluitend speltoëdvorm had. Alle korrels uit deze aren geoogst, gaven normale tarweplanten. Toch gelooft ÅKERMAN niet, hier met een gedeeltelijke modificatie te doen te hebben, maar lijken de aren hem echte chimaeren, d. w. z. opgebouwd uit twee genotypisch verschillende componenten, een speltoëid heterozygote en een corresponderend normaal type, welk laatste het grootste deel van de aar vormt, terwijl alleen de epidermis over een deel van de aar van de speltoëid-vorm afkomstig is.

Een andere chimaere, afkomstig uit de kruising Sunwheat II  $\times$  Rumanian Blé Balan, had in het bovenste deel van de aar alleen speltoëid aardjes, in het onderste deel hadden de laagste vier aartjes voor een deel typische kafjes. Uit zes zaden dezer aartjes werden 5 speltoëidplanten en 1 normale verkregen; het zaad van 4 dezer 5 speltoëidplanten gaf een splitsing te zien in de verhouding 49 normale : 53 speltoëidplanten; de normale plant gaf alleen normale nakomelingen. Uit deze gegevens blijkt wel met voldoende duidelijkheid, dat de oorspronkelijke plant een echte chimaere was, niet alleen ten opzichte der epidermis, maar ook wat minstens één cel-laag onder de epidermis aangaat, de laag, waaruit de voortplantingscellen gevormd worden.

Een vaste verklaring vermag AKERMAN niet te geven: of de speltoïd componente ontstond door mutatie in een cel van het vegetatiepunt, of de planten waren oorspronkelijk heterozygoten, misschien door een of andere gecompliceerde splitsing ontstaan, en tenslotte door vegetatieve splitsing uiteenvallend in twee somatische componenten van verschillende genotypische structuur. Mij lijkt voorloopig, waar alle chimaeren in bepaalde hybriden gevonden werden, deze laatste verklaring de meest voor de hand liggende, al hebben we ook hier nog geen afdoend bewijs voor een vegetatieve splitsing. Toch geloof ik, dat de opeenhooping van gegevens aangaande chimaeren, alleen in planten van bastaardnatuur, wel een duidelijke aanwijzing begint te geven ten opzichte van het causaal verband der beide verschijnselen: hybride natuur en chimaerenvorming.

SIRKS

BARTSCH, P. Experiments in the Breeding of *Cerions*. (Department of Marine Biology of the Carnegie Institution of Washington Vol. XIV.) Publication n<sup>o</sup>. 282 pp. 55 + 59 plates. Washington: The Carnegie Instit. 1920. prijs: 3 dollar.

REFERENT heeft er herhaaldelijk op gewezen dat de invoering van nieuwe soorten van gameten in een bepaald gebied daarin nieuwe vormen moet doen ontstaan en dat de strijd om het bestaan later beslist welke dier nieuwe vormen blijven bestaan. Veranderingen in de geologie van een gebied, waarbij streken die vroeger gescheiden waren vereenigd worden, moet tot zoodanigen invoer leiden en scheiding van vroeger vereenigde gebieden b.v. door daling waardoor uit een continent eilanden ontstaan, moet door beperking van gameten tot een klein gebied — door isolatie dus — in die verschillende gebieden uit een heterogeen syngameon nieuwe syngameonten doen ontstaan. Op zoodanige wijze moet, naar de meening van REFERENT, de zoo sterk gedifferentieerde fauna en flora van de Galapagos-eilanden zijn ontstaan. De publicatie van BARTSCH hierboven genoemd geeft aan deze opvatting experimentelen steun.

*Cerions* zijn landslakken, waarvan op de Bahama-eilanden 5 soorten voorkomen. Een aantal dezer soorten werd door den auteur op de „Florida Keys” ingevoerd. Op een aantal dezer

eilandjes leeft een indigene soort: *Cerion incanum* Binney, die met geen der ingevoerde soorten nauw verwant is.

In eene bespreking in *Nature* van 1 Juli j.l. wordt nu woordelijk het volgende gezegd:

„One of the interesting results obtained bij Dr. BARTSCH was that the cross-breeding of the native species with the introduced *C. viaregis* brought about a state of flux. Had the resulted colony been discovered by one who did not know the history, a description would have been given of a very variable species. The inference is that similar complexes of unknown origin are like-wise the product of cross-breeding. The case is peculiarly interesting because *C. incanum* and *C. viaregis* are very remotely related.”

„The fact is, that it is very surprising that organisms presenting such great differences in organisation should be able to cross at all, and it is still more remarkable that they should have produced fertile crosses....” The general picture the author's results leave in the mind is that species separated for ages might be brought together by changes of level, so that crossing resulted. There followed an efflorescence of new forms which were later subjected to isolation on islands and promontories where inbreeding gradually eliminated diverse characters, eventually resulting in the more or less homogeneous expression which now marks in the Bahamas a multitude of insulted colonies.”

LOTSY.

BUYTENDIJK, F. J. J., 1920. *Psychologie der dieren* (Volks-universiteitsbibliotheek no. 3 Haarlem, 1920.)

Wanneer men een werk van meer algemeenen aard, als het bovengenoemde van Prof. BUYTENDIJK, in een tijdschrift als *Genetica* bespreekt, dan is men wel verplicht den nadruk te leggen op de punten van contact, die het wetenschapsgebied waartoe dat boekje inleidt, heeft met de vraagstukken, waarop dat tijdschrift zich richt. Wat is nu de wederzijdsche verhouding van de psychologie der dieren en de afstammings- en erfelijkheidsleer?

Het antwoord op deze vraag zal men voornamelijk moeten zoeken in het eerste en het laatste hoofdstuk van het boek. In het eerste

bespreekt Schr. den invloed, dien de opkomst van de evolutiegedachte op de beschouwingen omtrent de psyche der dieren gehad heeft. Deze was tweërlei. In de eerste plaats heeft men, onder den invloed der nieuwe leer, die principieele verschillen tusschen mensch en dier ontkende, getracht de dieren tot kleine menschen te maken, en zelfs de lagere dieren daarbij met de hoogste geestelijke qualiteiten getooid. Deze richting (DARWIN, ROMANES, BREHM e. a.) heeft zich zelf overleefd, hoewel ze van tijd tot tijd vooral in half wetenschappelijke litteratuur nog opleeft, getuige b. v. in de laatste jaren de tragicomedie der Elberfelder paarden en Mannheimer honden. In de tweede plaats is als reactie in materialistische richting op dit anthropomorphisme de opvatting herleefd, volgens welke het geheele psychische leven tot physisch-chemische verschijnselen, en de psychologie tot physiologie te herleiden zou zijn. (LOEB e. a.). Tusschen deze Scylla en Charybdis tracht nu de moderne, vooral Amerikaansche, Behaviorrichting door te zeilen bij hare verklaring der dierlijke handelingen.

In een zevental hoofdstukken zet Schrijver nu zijn standpunt in dezen uiteen. Het is natuurlijk niet doenlijk in eene korte bespreking de details van Schr's betoog te volgen, hiervoor zij naar het origineel verwezen. Zooals te verwachten was verwerpt Schr. de tropis-menleer van LOEB, zoowel als de reflexen-theorie van BETHE en sluit niet meer aan aan de zienswijze van SCHNEIDER, WASMANN en de Amerikanen. Meer uitgebreid wordt de gewoontevorming bij de dieren besproken, gedeeltelijk naar eigen proeven en die van leerlingen, waarbij ook vaak de methoden der moderne dierpsychologie ter sprake komen. In een hoofdstuk over het denkend handelen der dieren legt schrijver, naar oordeel van den ref, wel wat te zeer den nadruk op de verschillen tusschen de psyche van mensch en dier, waar toch zoo vaak overeenkomst, b. v. tusschen het dierlijk en primitief bewustzijn, en tusschen het handelen van hoogere dieren en jonge kinderen, dient te worden erkend. Hier zou een meer genetische zienswijze menigeen meer voldoen.

In een slothoofdstuk komt Schr. dan weer tot algemeene beschouwingen, die vaak het arbeidsgebied van dit tijdschrift raken. Ik noem hier slechts de vraag naar de evolutie van het psychische, d. i. of er in de dierenwereld van een psychisch hooger en psychisch lager gesproken worden kan, en in verband hiermee de Bergsoniaansche opvatting van de evolutie in twee richtingen, één doodlopend in

de insecten als hoogste instinkt-dieren, de ander bekroond in de vertebraten als hoogste verstanddieren. Schr. deelt deze opvatting niet, en kan ook geen ware ontwikkeling van het psychische in de dierenreeks zien, waar reeds bij de eencelligen het psychisch vermogen zoo aangepast is aan de biologische behoefte.

Een andere vraag is die naar de ontogenese van het psychische. Hier wordt men gedwongen het psychische als reeds in het ei aanwezig te denken, en komt daardoor tot de opvatting de embryonale ontwikkeling, speciaal de orgaanvorming, als instinktieve handeling van het organisme op te vatten. Dit leidt tot de bespreking van den samenhang tusschen structuur en instinkt, tusschen orgaanvorming en orgaangebruik. Dan wordt ook de erfelijkheidsleer in verband met de dierpsychologie gebracht en o a. de questie van de immaterialiteit der genen besproken, waardoor in de kiem geen aanleg tot eigenschappen, maar wel tot eigenschapsvorming zou liggen. In dit deel van het werk voelt men wel sterk het vitium originis dat al dergelijke kleine boekjes aankleeft; bij het vermijden van oppervlakkigheid moet Schr. zijne denkbeelden min of meer in aphoristische vorm mededeelen, waardoor de lezer het gevoel krijgt, dat hem hier steekproeven voorgezet worden uit een rijke schat van problemen en inzichten, maar deze toch slechts in los verband zonder diepere eenheid naast elkaar ziet staan. Ik vrees dan ook dat lezers, die op dit gebied vreemd zijn, wel eenigszins tegen deze beschouwingen zullen blijven aankijken. Door literatuuropgaven tracht Schr. min of meer aan dit bezwaar tegemoet te komen.

Nog wel andere bezwaren zouden tegen het boekje aan te voeren zijn. Zoo zijn vele afbeeldingen bepaald onvoldoende, mede gevolg van de kleine afmetingen van het boek en het papier. Ook lijken mij enkele gevallen wat wijdloopig besproken in verhouding tot de algemeene beknoptheid van het werk. Echter zijn dit kleinigheden die tot de waarde van het geheel niet veel afdoen.

Het schijnt mij n. l. dat behalve door zijn inhoud het werkje van Prof. BUYTENDIJK ook belangrijk is als *symptoom*. Met allen eerbied voor het verdienstelijke werk, dat door onze zoölogen verricht is en wordt, mag toch wel eens geconstateerd worden dat, met uitzondering misschien van de erfelijkheidsleer, de meer modern getinte Biologie onder Nederlandsche zoölogen nog weinig beoefenaars vindt. Vergelijkende anatomie, embryologie, faunistiek, entomologie enz.



kunnen nog vele gewichtige vragen stellen; en vele belangrijke onderzoekingen opleveren, maar toch . . . andere tijden vragen andere geluiden. Waar zijn onze experimenteele biologen, waar onze *Entwicklungsmechanici*? Wie staat in Nederland op de bres voor of tegen Neo-Lamarckisme, of strijdt tegen of voor vitalisme? De algemeene physiologie der dieren werd in ons land gebracht door iemand, die van huis uit niet tot de Nederlandsche Zoölogen behoorde. Daarom is het een verblijdend symptoom, dat thans uit de officieele wetenschap in Nederland, een werk is verschenen, dat zoo de vitale vraagstukken der moderne biologie raakt. Dat de Schr. hoogleeraar aan de Vrije Universiteit te Amsterdam is, behoeft voor vooringenomenheid bevreesde lezers niet af te schrikken, slechts een enkel maal treedt de godsdienstige wereldbeschouwing van den schrijver naar voren. Trouwens de tijden zijn voorbij, dat een christelijk natuuronderzoeker eo ipso met de openbare wetenschap in conflict was. Nu de materialistische stroom in de biologie ebt, een verschijnsel dat niemand die op de hoogte is van de moderne theoretische litteratuur zal ontkennen, en een meer wijsgeerige zienswijze baanbreekt, worden daardoor de verschillen tusschen de beschouwingen van christelijk getinte en op godsdienstig gebied meer negatieve biologen veel minder principieel. Ik behoeft slechts namen als DRIESCH, BERGSON, SCHNEIDER, BECHER, PAULY e. a. te noemen om dit duidelijk te maken.

J. A. BIERENS DE HAAN.

EAST, E. M. and JONES, D. F., 1919. Inbreeding and outbreeding, their genetic and sociological significance. (Monographs on experimental biology. Edited by LOEB, MORGAN and OSTERHOUT, 285 pp. 46 afb Philadelphia—London. J. B. Lippincott Company, 1919).

Onder de problemen, die den erfelijkheidsonderzoeker nog in hooge mate tot onderzoek moeten prikkelen door hun moeilijk te ontwarren ingewikkeldheid, neemt dat van inteelt, theoretisch en practisch gezien, wel een zeer voorname plaats in. De algemeene opinie daarover houdt een veroordeeling van bloedverwante teelt, in strengsten graad van doorgezette broeder-zuster paring in; de practijk is nog vaak bang voor de gevolgen van te nauwe bloed-

verwantschap tusschen de parende individuen. Het vraagstuk van inteelt is er een van onbegrensde beteekenis: theoretisch is de verhouding van heterozygotennatuur tegenover homozygotisme een punt van zeer weinig helder-doorwerkte, maar van zeer ingrijpenden aard; practisch speelt het vooral in de dierenfokkerij en in de op de menschelijke maatschappij toegepaste erfelijkheidsleer, de eugenese, een groote rol. Inteelt *is* schadelijk, zegt de fokker en de medicus; inteelt *kan*, maar behoeft volstrekt niet schadelijk te zijn, is de meening van den theoretisch-geneticus.

Dat over een dergelijk onderwerp een omvangrijke litteratuur bestaat, en dat het zich van zeer veel verschillende kanten laat bekijken, spreekt vanzelf. En daarom is het een goede gedachte geweest van de uitgevers der Monografiën over experimenteel-biologische vraagstukken, door zulke bevoegde medewerkers, als EAST en JONES zijn, een samenvatting over de inteelt-litteratuur te laten geven.

Het boek geeft eerst een inleiding, waarin drie punten naar voren gehaald worden, waarop het inteelt-vraagstuk betrekking heeft: voor de anthropologie, waar verschillende vragen aangaande de al of niet-schadelijkheid van verwantenhuwelijken op beantwoording wachten; voor de practijk van fokken en telen, waar het voorkomen van steriele individuen, dwergvormen, abnormaliteiten na inteelt inderdaad een feit is, en voor de biologie, welke ons het schijnbare overwicht van sexueele voortplanting boven de ongeslachtelijke en de voorkomingsmiddelen van zelfbevruchting, moeilijke vragen ter beantwoording voorleggen. Dan volgt een uiteenzetting van de verschillende wijzen van vermenigvuldiging bij planten en dieren; het mechanisme der sexueele voortplanting, het mechanisme der erfelijkheid, waarbij vooral aan quantitative eigenschappen een ruime plaats wordt toegekend; daarna wordt een mathematische beschouwing over de werking van inteelt gegeven, op het voetspoor van PEARL, die voor wiskundige behandeling twee problemen geschikt acht: het paringsstelsel met betrekking tot de verhouding tusschen het werkelijke aantal verschillende voorouders van een bepaald individu en het totaal-mogelijke aantal (coëfficiënten van inteelt en verwantschap) en in de tweede plaats de constitutie van ieder individu ten opzichte van zijn mendel-factoren, dat het gevolg is van voortgezette inteelt, waarbij een

uitvoerige bespreking gewijd is aan de vermindering van het aantal heterozygote individuen gedurende de opeenvolgende generaties, van een enkel heterozygoot organisme afstammend, tengevolge van voortgezette zelfbevruchting.

Het zesde hoofdstuk, dat experimenteele onderzoeken over de gevolgen van inteelt bij dieren en planten behandelt, is uit den aard der zaak een der aantrekkelijkste; het geeft een inzicht in de belangstelling, die het vraagstuk vooral bij Amerikaansche onderzoekers gevonden heeft op botanisch en zoölogisch gebied. Uit plantkundig werk over inteelt behoeft alleen dat van EAST zelf genoemd te worden met *Mays*, om te laten zien, dat hij een deskundige op zijn gebied is, en als waardig dierkundig tegenhanger mogen de ratten-onderzoeken van Miss KING gelden, uit wier werk zeer illustratieve voorbeelden van gezonde rattenfamilies na 25 generaties broeder-zuster-paring aangehaald worden. In dit hoofdstuk komen dan ook enkele conclusies voor, die de schrijvers zelf cursief drukken, en die ongetwijfeld voor menig fokker en teler een geruststelling inhouden. Daarom wil ik ze hier overnemen: „Uit het voorgaande volgt, dat *inteelt slechts één aantoonbaar gevolg heeft voor organismen, die daaraan onderworpen worden: het isoleren van homozygote typen*. De verschillen tusschen de ontstaande typen hangen direct af van het aantal heterozygote erfelijke factoren, die in de individuen, waarmee het proces van inteelt begon, aanwezig waren; daarom staan ze ook in verband met den graad van kruising, waaraan hun onmiddellijke voorouders onderworpen zijn geweest. De snelheid van isolatie dezer homozygote typen is een functie van de inteelt-intensiteit.” En vooral: „Onze eerste vraag was, of inteelt alleen reeds op grond van de bloedverwantschap schadelijk is. Wij antwoorden: Neen!” Een uitspraak als deze van zoo bevoegde zijde mocht wel in het spreukenboek van alle fokkers en kweekers opgenomen worden.

De volgende hoofdstukken behandelen onderwerpen, die met het inteeltprobleem in meer verwijderd verband staan: de buitengewone groeizaamheid van hybriden, door EAST heterosis genoemd en de oorzaak daarvan; steriliteit en haar betrekking tot inteelt en gekruiste teelt, de rol van inteelt en kruisingssteelt in de evolutie, consequenties van het besprokene voor dierenfokkerij, plantenteelt, het menschenindividu en rassenkruisingen in verband met natio-

naliteiten. Daarop kunnen we hier niet verder ingaan, het genoemde zij genoeg om te toonen, dat we in het boek van EAST en JONES een welkome aanvulling van onze erfelijkheidsliteratuur gekregen hebben.

SIRKS.

HEREDITAS (1920), genetiskt arkiv, utgivet av mendelska sällskapet i Lund. (Band I. Häft 1. Lund, 1920. Berlingska Boktryckeriet).

Het genootschap voor erfelijkheidsstudie te Lund, waaraan de naam van Mendel verbonden is, onder leiding van H. NILSSON EHLE, heeft een tijdschrift gesticht, waarin de leden van het genootschap gelegenheid vinden tot publicatie hunner onderzoekingen in een der drie werelddelen. Het zal in deelen van ongeveer 350 blz. verschijnen, ongeveer als drie viermaandelijksche afleveringen, met de noodige illustraties. Het redactiecomité bestaat uit H. NILSSON-EHLE, H. LUNDBORG, N. HERIBERT-NILSSON en G. THULIN, terwijl als redactiesecretaris optreedt R. LARSSON. De eerste aflevering is thans verschenen en ziet er inderdaad aantrekkelijk uit; daarin zijn opgenomen de volgende verhandelingen: H. NILSSON-EHLE, Ueber Resistenz gegen *Heterodera Schachtli* bei gewissen Gerstensorten, ihre Vererbungsweise und Bedeutung für die Praxis; H. LUNDBORG, Hereditary transmission of genotypical deaf-mutism; N. HERIBERT-NILSSON, Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*; H. TEDIN, The inheritance of flower colour in *Pisum*; E. BERGMANN, A family with hereditary (genotypical) tremor; H. RASMUSON, Ueber einige genetische Versuche mit *Papaver Rhoeas* and *Papaver laevigatum*; A. AKERMAN, Speltlike budspots in common wheat; J. RASMUSON, Mendelnde Chlorophyllfactoren bei *Allium cepa*. Op eenige dier verhandelingen hopen we nader terug te komen.

Het behoeft geen betoog, dat met zulke medewerkers en met de groote belangstelling in de Skandinavische landen voor erfelijkheidsvraagstukken, Hereditas een tijdschrift van beteekenis belooft te worden.

SIRKS.

LICHTENSTERN, R., 1920. Bisherige Erfolge der Hodentransplantation beim Menschen. (Jahreskurse f. ärztliche Fortbildung. April 1920.)

De verwachtingen, die de behandeling met testikelpreparaten bij insufficiëntie der geslachtsklieren had doen ontstaan, zijn niet verwezenlijkt. Slechts tijdelijke verbetering van psychische verschijnselen kon worden waargenomen; geen enkel preparaat is tot nu toe in staat gebleken om in de lichamelijke en geestelijke veranderingen, welke de insufficiëntie of het ontbreken der klier met zich brengt, eenige blijvende wijziging ten gunste te brengen.

Steunend op dierproeven van BOUIN en ANCEL, van TANDLER en GROSS e. a. en vooral op de proefnemingen van STEINACH, welke de beteekenis der „puberteitsklier” zoo duidelijk demonstreerden, heeft LICHTENSTERN in 14 gevallen transplantatie van den testikel bij menschen verricht. Als overplantingsmateriaal werden 3 maal geheel normale, in 11 gevallen niet ingedaalde, maar goed ontwikkelde testikels van gezonde, geslachtsrijpe, geslachtelijk normale personen gebruikt.

Ingeplant werd in de liesstreek op den musc. obliquus. De operatie werd uitgevoerd bij personen, die korter (eenige weken) of langer tijd (vele jaren) geleden hun geslachtsklieren hadden verloren, hetzij door ongeval, hetzij door operatie wegens ziekelijke veranderingen. Ook in de versche gevallen waren de gevolgen van het verlies reeds zeer duidelijk te constateeren.

In alle gevallen, ook in 4, die in de praepuberale periode hun testikels hadden moeten missen, waren de uitkomsten verrassend gunstig. De secundaire geslachtskenmerken werden de voor het geslacht normale, de libido keerde terug en wel na verbluffend korten tijd. Bij een der meer gedetailleerd beschreven versche gevallen was b. v. na 6 weken de invloed der kunstbewerking reeds zeer duidelijk en ook bij de oudere heeft blijkbaar het effect er van zich zeer spoedig geopenbaard.

Belangwekkend is, dat LICHTENSTERN de transplantatie ook heeft toegepast bij een homoseksueel, bij wien vroeger wegens tuberculose de testes waren weggenomen op een gedeelte ter grootte van een hazelnoot na. Dit gedeelte werd thans verwijderd en een normale testikel geïmplantéerd met het gevolg, dat niet alleen de secundaire

vrouwelijke geslachtskenmerken voor de mannelijke plaats maakten, maar ook de libido den heterosexueelen vorm kreeg. Deze toestand heeft zich tot heden (4 jaar na de operatie) onveranderd gehandhaafd. Het meest belangrijke is wel, dat de gevolgen der implantatie zich als blijvend hebben doen kennen en dat b v. na 5 jaren de werkzaamheid der ingeplante klier nog als onverminderd mocht worden beschouwd. Dit wijst er op, dat het overgeplante orgaan niet te gronde gaat, maar dat de puberteitsklier in haar nieuwen eigenaar behouden blijft en blijft secerner.

BENDERS.

NILSSON, HERIBERT, N., 1920. Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. (Hereditas. I p. 41—67),

Bij een onderzoek naar de genetische constitutie van *Oenothera Lamarckiana* in 1910 leerde HERIBERT-NILSSON in deze plant een prachtig object kennen om de groeisnelheid van stuifmeelbuizen na te gaan. Hij gebruikte daartoe deze methode: Een aantal bloemen werden op bepaalde tijdstippen bestoven; met tusschenruimten werden van deze bloemen telkens eenige aan den voet van de stijl afgesneden, waarna bliken kon of de tijd, verlopen na het moment der bestuiving voldoende was voor het tot stand komen van een of meer bevruchtingen. Midden Juli duurde het 19 uur, voor de stuifmeelbuis een eicel bereikt had, eind Juli 23 uur. Daaruit blijkt wel, dat de temperatuur de groeisnelheid der stuifmeelbuizen beïnvloedt. Dergelijke proefnemingen met *Oenothera gigas* toonden aan, dat de stuifmeelbuizen van dien vorm in de stijlkanalen van *Oenothera Lamarckiana* langzamer groeiden, dan *O. Lamarckiana*'s eigen stuifmeel.

In 1915 werd door schrijver de splitsing van roodnervige *O. Lamarckiana*-planten (die ten opzichte van deze eigenschap steeds heterozygoot roodnervig zijn) onderzocht door middel van terugkruisingen met de witnervige ouderplant. Toen bleek, dat beide reciproke terugkruisingen zich verschillend gedroegen: was de heterozygote Rr moeder- en de witnervige rr vaderplant, dan werd een typische Mendelsche splitsing 1:1 gevonden; de omgekeerde kruising gaf belangrijke afwijkingen van deze verwachte verhouding,

nl. steeds een teveel aan roodnervige planten, en wel ongeveer 20 %. Die kruisingen werden in de tweede helft van Juli gemaakt. In 1918, toen de bestuivingen in de tweede helft van Augustus verricht werden, was het verschil nog veel treffender; in plaats van een verhouding 1 : 1, werd nu een verhouding 4 : 1 als resultaat dezer terugkruising gevonden.

De verklaring voor deze afwijkende getallenverhoudingen werd doorschrijver in het volgende gevonden: Planten van *O. Lamarckiana* groeien veel vlugger op, dan planten van *O. gigas*; evenzeer groeien stuifmeelbuizen van *O. Lam.* vlugger dan die van *O. gigas*. Bekend is nu bovendien door NILSSON's onderzoekingen, dat roodnervige planten sneller groeien dan witnervige planten; analoog daaraan ligt het voor de hand, aan te nemen, dat de buizen van pollenkorrels, die de eigenschap voor roodnervigheid overbrengen, sneller groeien dan de pollenkorrels, die de witnervigheids-factor bezitten. Daardoor is een overwicht der roodnerf-stuifmeelbuizen bij de bevruchting verzekerd, en is verklaard, dat in de terugkruising, waarbij er vaderplant was, normale mendelgetallen optreden, terwijl in de terugkruising, waarin Rr als vaderplant optrad teveel roodnervige planten voorkomen. Het verschil tusschen de resultaten van 1915 en van 1918 kan dan zijn oplossing vinden in het feit, dat de groeisnelheid der roodnerfstuifmeelbuizen minder beïnvloed wordt door de lagere Augustus-temperatuur, dan die van het witnerfpollen. Deze laatsten worden in hun groei door temperatuurdaling veel meer vertraagd, dan de roodnerfpollenkorrels.

Dit verschijnsel, de concurrentie tusschen stuifmeelbuizen van verschillenden erfelijken aanleg, door schrijver „certatie" genoemd, is ongetwijfeld een verschijnsel van principieële beteekenis. Het is een belangrijke bron van storing in mendelsche splitsingsverhoudingen, waarmee niet genoeg rekening gehouden kan worden. Het trad niet alleen bij terugkruisingen op, maar ook bij zelfbestuiving van Rr-planten. Uit talrijke proeven was gebleken, dat RR-planten, dus homozygoot-roodnervigen, niet levensvatbaar waren, zoodat nooit zuiver-roodnervige nakomelingschappen verkregen konden worden. In plaats van de verhouding 3 : 1, zou dus eigenlijk steeds 2 : 1 verkregen moeten worden, n.l. 2Rr : 1rr. Vaak traden nu bij deze zelfbestuivingen andere verhoudingsgetallen op, n.l. een teveel aan Rr-planten, zoodat verhoudingen van 3 : 1, 4 : 1,

5:1, 6:1 meermalen voorkwamen, waarbij steeds de doornervige planten heterozygoten waren. Dit afwijken van de te verwachten splitsing  $2Rr:1rr$  wordt door schrijver verklaard door substitutie van R-stuifmeel door r-stuifmeel bij de bevruchting van R-eicellen. Dergelijke R-eicellen, die niet door R-stuifmeelbuizen bevrucht kunnen worden, bieden dan nog gelegenheid om met r-stuifmeelbuizen samen Rr-planten te vormen, waardoor het teveel aan roodnervige individuen verklaard kan worden.

Vier verschillende oorzaken van afwijkende mendelsche getallen kunnen dan bij *Oenothera Lamarckiana* waargenomen worden:

1. Eliminatie van reeds bevruchte eicellen, die echter niet levensvatbaar zijn en dus als jong embryo afsterven;

2. Prohibitie, waardoor de versmelting van een eicel van bepaald genotype met een stuifmeelbuis van bepaald genotype verhinderd wordt (RR-vorming bijv. bij zelfbestuiving van Rr-planten);

3. Certatie, waarbij de verschillend aangelegde stuifmeelbuizen door verschil in groeisnelheid een onderlinge concurrentie voeren en dus ongelijke kansen hebben om aan de bevruchting deel te nemen;

4. Substitutie, waarbij de door bepaalde stuifmeelbuizen wegens prohibitie opengelaten gelegenheid voor bevruchting, door andere gebruikt wordt.

Deze vier oorzaken zijn alleen of in combinatie verantwoordelijk voor de afwijkingen in mendelsche splitsingsgetallen, die *Oenothera Lamarckiana* zoo veelvuldig toont. Door de aandacht op deze verschillende processen te vestigen, heeft HERIBERT NILSSON uitzichten geopend op verklaring van totnutoe duistere punten en heeft hij een bewijs geleverd voor het theoretisch, ook voor het evolutievraagstuk zoo bijzonder gewichtige punt: de afhankelijkheid der splitsingsverhoudingen van de levensomstandigheden

SIRKS.

---

RASMUSON, H., 1920. Ueber einige genetische Versuche mit *Papaver rhoeas* und *Papaver laevigatum* (Hereditas I. p. 107—115).

Enkele proefnemingen met *Papaver rhoeas* en *P. laevigatum*, die niet voortgezet zullen worden, hebben RASMUSON tot deze conclusies geleid:



Wat beharing aangaat, vond hij na kruising van individuen met afstaande beharing en planten met vlakliggende beharing, reeds in  $F_1$  splitsing; op grond van wat GODRON vroeger in de kruising *P. rhoeas*  $\times$  *P. dubium* gevonden had, neemt hij domineeren van de afstaande beharing aan.

Gele melksapkleur domineert als monofactorieele eigenschap over witte.

Groene bladkleur domineert over geelgroene, splitsing monohybride.

Vlekken op de kroonbladeren hangen van twee factoren af: één S voor zwarte vlekken, die epistatisch is ten opzichte van de factor W, die witte vlekken te voorschijn roept. Uit drie zwartgeklepte  $F_1$ -planten van een kruising zwartgeklept  $\times$  witgeklept traden in  $F_2$  splitsingen op: 12 zwartgeklepte: 3 witgeklepte: 1 ongeklepte. Deze factor W voor witte vlekken werkt bovendien in op de bloemkleur, die in plaats van rood, rose is; òf de factor W is nauw met een verkleuringsfactor gekoppeld.

SIRKS.

TEDIN, H., 1920. The inheritance of flower colour in *Pisum*. (Hereditas. I. p. 68—97.)

Door de vroegere onderzoekers, die zich met de genotypische analyse van erwtenrassen hadden beziggehouden, waren totnutoe slechts twee factoren welke de bloemkleur beïnvloedden, gevonden: een, die op zichzelf een lichtrose kleur veroorzaakt (WHITE A, TSCHERMAK A, LOCK C, KAJANUS R) en een, die bij aanwezigheid van de eerste, de rose kleur omzet in paars (WHITE B, TSCHERMAK B, LOCK P, KAJANUS G.). TEDIN kon nu door bepaalde kruisingen het bestaan aantoonen aan een derden factor, of eigenlijk hij kon de factor A van WHITE ontleiden in twee andere factoren; de eerste, TEDIN's factor A, veroorzaakt op zichzelf een licht purperen kleur, de tweede factor, door TEDIN B genoemd, verandert dit lichtpurper in rose; de derde factor dan, die door WHITE B en thans door TEDIN C genoemd wordt, geeft met A alleen violet, met A en B samen donker purper. Zodoende zijn als homozygote combinaties mogelijk: AAbbcc lichtpurper; AABbCc rose; AAbbCC violet; AABbCC donkerpurper; aaBBCC, aaBBcc, aabbCC en aabbcc alle vier wit.

Belangrijk kan bovendien nog blijken te zijn een band, die TEDIN meent te kunnen aanwijzen tusschen violette bloemkleur (AAbbCC) en een afwijkend gevormd hilum aan de zaden, welke meestal ook slecht ontwikkeld zijn. Normaal ontwikkelde hila hebben een ovale vorm, met goedgevormde tracheïden; in de zaden van violetbloeiende planten zijn de hila sterk samengedrukt zonder behoorlijk tracheeënweefsel, zoodat de voedseltoevoer naar de zaden nogal belemmering ondervindt, een groot percentage van niet-kiemende zaden treedt dan ook steeds in de nakomelingschappen van violetbloeiende planten op. Verschil tusschen homozygoten en heterozygoten onder de violetbloeienden, ten aanzien van deze kieming-belemmering werd niet gevonden.

SIRKS.

WETTSTEIN, F. VON, 1919. Vererbungserscheinungen und Systematik bei Haplonten und Diplohaplonten im Pflanzenreich. (Zschr. f. induktive Abst. und Vererbungslehre XXI 1919, p. 233—245 mit einer Tafel).

De auteur begint met er de aandacht op te vestigen, dat onze erfelijkheids-experimenten allermintst vrij zijn van eenzijdigheid, doordat zij bijna uitsluitend Phanerogamen betreffen, slechts twee onderzoekingen betreffen planten uit andere groepen, één uit die der Algen (PASCHER) en een uit die der schimmels (BURGEFF), beide dus haplonten.

Ter verklaring der Mendelsche splitsingsregels wordt aangenomen, dat de eigenschappen van een te zamen hoorend paar bij de reductiedeeling op de daarbij ontstane gonen verdeeld worden. Bij diploide planten kan die verdeeling niet direct aan de gonen, die ééncellig zijn, geconstateerd worden, doch moet men deze uit de kenmerken der nakomelingen besluiten, tenzij een heterochromosoom althans iets van die verdeeling zichtbaar maakt.

Bij haploide planten, treden in de plaats der geslachtscellen, veelcellige haploide fasen, gepersonifieerde gameten (BURGEFF) of gepersonifieerde gonen (HARTMANN). Aan deze moet men nu direct het effect der verdeeling der eigenschappen kunnen waarnemen en op hun morphologische kenmerken berust dan ook de geheele Thallophytensystematiek.

Een voordeel is het verder, dat bij zuiver haploide planten de reductie-deeling de eenige kerndeeling in de zygote is, zoodat indien aan de gonen het effect der verdeeling der eigenschappen geconstateerd kan worden, experimenteel bewezen is, dat inderdaad — zooals de Mendelsche leer theoretisch eischt — de reductie-deeling de verdeeling der eigenschappen over de gonen teweeg brengt (HARTMANN, PASCHER, BURGEFF). HARTMANN acht daarmede tevens bewezen, dat de chromosomen, de dragers der mendelende erfeenheden zijn, want inderdaad kon aan de gonen het effect der verdeeling dezer erfeenheden geconstateerd worden.

PASCHER kruiste twee ééncellige algen: *Chlamydomonas*-soorten, die in meerdere kenmerken van elkaar verschilden. De zoo ontstane heterozygoten waren ongeveer intermediair tusschen de zygoten der gekruiste soorten. Uit hen vormden zich 4-weder haploide-zwermcellen, de door de reductie-deeling ontstane gepersonifieerde gonen. Aan deze zwermers werden alle te verwachten combinaties der ouderlijke kenmerken geconstateerd, ten deele in dezelfde combinaties als bij de ouders, ten deele waren het nieuwe combinaties, die PASCHER Haplomikten, HARTMANN Haplokombinationen noemt. PASCHER toonde aan, dat verschillende heterozygoten zich verschillend gedragen kunnen; uit sommige ontstaan gonen, die precies in de verhouding 1:1 de ouderlijke kenmerk-combinaties vertoonen, bij andere ontstaan vaak 4 verschillende haplocombinaties. Dit verschil laat zich, zooals de auteurs zelf zeggen, cytologisch nog niet geheel verklaren, veel hangt er van af of bij *Chlamydomonas* de eerste of de tweede deeling der zygote de reductiedeeling is en dat weet men nog niet. Aan het feit echter, dat alle door de theorie verlangde nieuw-combinaties, zooals zij na de reductie-deeling optreden moeten, bij *Chlamydomonas* inderdaad optreden is twijfel onmogelijk. De onderzoekingen van BURGEFF gaven dergelijke resultaten bij *Phycomyces*, zij waren slechts door de polyenergide structuur van deze schimmel moeilijker vast te stellen. Eene  $F_2$  generatie werd tot nu toe in geen van beide gevallen verkregen.

Bij deze planten nu is de vegetatieve phase haploid, de diploide tot één enkele cel beperkt, dus juist het omgekeerde als bij de *Angiospermen*.

Tusschen deze extreme haplonten en diplonten bestaan nu allerlei

minder extreme vormen, zoo zijn er bij welke beide fasen physiologisch onafhankelijk van elkaar zijn bv. prothallium en varenplant. Deze zijn bijzonder geschikt voor experimenten en ook andere zooals bv. vele *Bryophyten*, *Rhodophyten* en *Phaeophyten*, bij welke een of beide generaties zich ongeslachtelijk vermeerderen kunnen.

Op een plaat tracht nu de auteur een schematisch overzicht der mendelsplitsingen bij de verschillende typen van gewassen te geven; op dit zeer interessante overzicht zij de lezer opmerkzaam gemaakt. Hier moet er echter op gewezen worden, dat als men vormen met een duidelijke generatie-wisseling op hun vererving onderzoeken wil, men de gebruikelijke termini  $P_1, F_1, F_2$  generatie, verdeelen moet en dus eene diploide en haploide  $P_1$  generatie ( $P_1D, P_1H$ ), eene diploide en haploide  $F_1$ -generatie ( $F_1D, F_1H$ ), enz. onderscheiden moet.

Het is nu duidelijk dat bij monohybriden, in de diploide-generatie homozygoten en heterozygoten optreden kunnen, in de haploide alleen gonen, die aan de ouders gelijk zijn; homozygoot kan men deze natuurlijk niet noemen, want zij zijn niet door verbinding ontstaan, doch zuiver haploid.

Bij polyhybriden moeten echter ook bij de gepersonifieerde gonen allerlei combinaties optreden, in iedere FH-generatie dus gonen gelijk aan de ouders en nieuwcombinanten, ook in  $F_1H_1$  en overal dezelfde.

Om eenheid te krijgen begint F. v. WETTSTEIN ook bij de haploiden met de zygote. Daarbij is wel in het oog te houden, dat in gevallen waarin eene generatie physiologisch onafhankelijk is, dat wat wij een individu noemen uit twee „vererbungs-terminologisch” ongelijkwaardige deelen bestaat. Zulke organismen heeten diplohaplonten, zoo bestaat bv. een mosplant uit een  $P_1H$  (het vegetatieve deel) en een  $F_1D$  generatie (de kapsel) of uit een  $F_1H$ - en een  $F_2D$ -generatie. Dergelijke gevallen vindt men bij *Oedogonium* e. a. en deze verhoogen zeer de moeilijkheden der systematiek.

Verdere termen, die WETTSTEIN invoert zijn: homogene homozygoten, voor homozygoten van dezelfde constitutie als de ouders en heterogene homozygoten voor nieuw-combinanten, die aanduiden dat deze homozygoten uit genen van gelijke en van twee verschillende ouders opgebouwd zijn. Op analoge wijze onderscheidt hij tusschen homogene en heterogene gonen in de haploide generatie.

Bezien wij van uit dit standpunt de systematische verhoudingen

bij de Thallophyten dan komt men tot interessante resultaten Ieder die zich met de systematiek der haplonten en diplohaplonten bezig houdt, weet welke chaos in vele dezer groepen heerscht.

Zoo lang men de systematische begrippen bij het *Phanerogamen*-onderzoek verkregen, eenvoudig op de *Thallophyten* toepast komt men uit die verwarring niet uit. Men kan de vegetatieve deelen der haploide en diploide organismen niet homologiseeren; in beide gevallen houdt de systematiek zich met iets verschillends bezig. Reeds op het primitiefste stadium der geslachtelijke voortplanting, verschijnt de gametophyt, de x-phase, als de labiele, door uitwendige omstandigheden sterk beïnvloede toestand, de diploide phase is van af het begin de resistente toestand, geschikt om ongunstige omstandigheden te overleven. Organismen, wier vegetatief leven zich in de haploide phase afspeelt, moeten dus in een labileren toestand verkeerden dan die welke diploide phase vegetatief is. Daardoor vinden wij bij een diplont nooit die groote mate van plasticiteit, die den systematicus der Haplonten de classificatie van deze zoo moeilijk maakt. Die plasticiteit is oorzaak, dat ieder haploid organisme, al naar de omstandigheden de meest verschillende phaenotypen vertoont en dat een groot deel der in de *Thallophyten* systematiek beschreven typen slechts verschillende phaenotypen (modificaties) van zeer plastische genotypen zijn.

Een deel dezer buitengewone polymorphie is dus, zooals reeds lang bekend is, het gevolg dier plasticiteit. Na uitsluiting van deze blijft echter een groote schaar van genotypen over, die door allerlei overgangen met elkaar verbonden zijn en, tot nu toe, eene classificatie onmogelijk maakten.

De verklaring hiervan schijnt den auteur eenvoudig van het standpunt zijner beschouwingen :

„Die Ursache dieser Genotypenmannigfaltigkeit bei Haplonten und Diplohaplonten dürfte meiner Meinung nach in der Kreuzung zu finden sein.

Dat bastaardeering in de natuur bij deze groepen inderdaad plaats vindt bewijzen wilde bastaarden van *Asplenium*, *Aspidium*, *Equisetum*, *Funaria*, *Dicranella*, *Orthotrichum*, *Spirogyra*, *Chara*, *Ulothrix*. *Stigeoclonium*, *Draparnaldia* etc.

De ongeslachtelijke voortplanting vermeerderd het aantal ontstane heterogene gonon enorm, en ook kunnen de nieuw-combinanten

langs sexueelen weg een rijke heterogeen-homozygote nakomeling-schap geven. Deze vormen allerlei overgangen tusschen de homogene gonen, zoodat het niet te verwonderen is, dat een *Thallophyten*-populatie een mengsel is van genotypen, die allerlei overgangen met elkaar vormen. Verder kunnen tusschen de haploide genotypen zygoten ontstaan en onder deze weer homogene en heterogene homozygoten zoowel als heterozygoten, die nog meer overgangen tusschen de verschillende genotypen vormen. Dat door beschrijving alleen geen uitweg uit zoo'n chaos gevonden kan worden is duidelijk. Geslachten, bij welke zulke verhoudingen naar de meening van den auteur zeker in hooge mate gevonden worden zijn bv. onder de *Desmidiaceae*: *Closterium*, *Cosmarium*, *Staurostrum*, onder de *Volvocales*: *Chlamydomonas* en andere, verder *Zygnema*, *Spirogyra*, *Mougeotia*. Nog gecompliceerder worden de verhoudingen bij de Diplohaplonten; bv. bij *Oedogonium*. Verder kunnen homogene en heterogene gonen voorkomen. Op de haploide phase zit echter de diploide oospor, te verwachten zijn dus: homogene gonen met homogene homozygoten, homogene gonen met heterozygoten, heterogene gonen met heterogene homozygoten en heterogene gonen met heterozygoten. Dat daardoor allerlei overgangen ontstaan en een systematicus er toe komt al deze vormen of afzonderlijk te beschrijven, of tot één zeer polymorphe soort te vereenigen is duidelijk. Zoo zijn de verhoudingen, meent de auteur bij: *Oedogonium*, *Bulbochaete*, *Chara*, verder bij *Phycomyceten*. zooals *Mucor*, *Rhizopus* etc. Bij die diplohaplonten, bij welke beide generaties vrij hoog ontwikkeld zijn, wegen deze overwegingen nog zwaarder, omdat hier in de diploide generatie eene hooge morphologische differentieering aanwezig is, die voor de classificatie gebruikt wordt. Dat is vooral bij de *Bryophyten* het geval, wij zullen ook hier bij soortrijke geslachten onderscheiden moeten tusschen homogene soorten (homogene gametophyt met heterozygote sporophyt), heterogene soorten en heterogeen-heterozygote soorten. Nu is het van veel belang dat bij de beschreven mossenhybriden reeds eenige dezer veronderstelde gevallen inderdaad bekend zijn: een bastaard van *Physcomitrium pyriforme*  $\times$  *Funaria hygrometrica* met een *Physcomitrium*-gametophyt en een intermediair sporogoon, *Entosthodon fascicularis*  $\times$  *Funaria hygrometrica* met *Entosthodon*-gametophyt en intermediair sporogoon zijn homogeen-heterozygoot

en *Dicranella cerviculata*  $\times$  *heteromalla* met intermediären gametophyt en sporophyt is heterogeen of heterogeen-heterozygoot.

Ten slotte nog de gevallen, waarbij twee physiologisch-zelfstandige, morphologisch gelijkwaardige generaties optreden, zooals bij de *Phaeophyceae* en *Rhodophyceae*. Hier hebben wij dezelfde verhoudingen als bij zuivere haplonten van het type *Chlamydomonas*, alleen kunnen wij hier, daar bij vele genera de beide generaties morphologisch aan elkaar gelijk zijn, ook morphologisch gelijke homogene en heterogene gonon, homogene en heterogene homozygoten en heterozygoten voor ons hebben. Hiertoe behoort wellicht *Polysiphonia*.

De auteur besluit dan ook: „dass wir bei der Entstehung neuer Genotypen bei Haplonten und Diplohaplonten in noch viel weitgehenderem Maasse mit der Kreuzung zu rechnen haben dürften, als bij Diplonten, dass die Mannigfaltigkeit der vorhandenen Genotypen vor allem in der durch Kreuzung entstandenen Fülle von Neukombinationen der haploiden und diploiden Phase und der Verbindung dieser beiden zu suchen ist, wie die Entstehung neuer Diplo-kombinationen bei Diplonten ja heute vielfach als wichtigster Faktor bei der Entstehung neuer Genotypen angesehen wird.

Begrijpelijker wijze, heeft REFERENT tegen deze opvattingen niet het minste bezwaar, nog aangenamer ware het hem ze door experimenten verder bewezen te zien, de auteur was reeds begonnen te experimenteeren en wel met aanvankelijk succes, ook hier greep de oorlog vernietigend in en de omstandigheden in Oostenrijk zijn wel niet van dien aard, dat spoedige voortzetting te verwachten is.

Er is echter gelegenheid genoeg voor allen, mogen wij spoedig experimenteële resultaten vernemen!

LOTSY.

## OENOTHERA-PROEVEN IN 1919

(vervolg en slot)

door J. P. Lotsy.

### II. KAN MEN BIJ DE OENOTHEREN EENIGEN INVLOED VAN HET PROTOPLASMA OP DE MORPHOLOGISCHE KENMERKEN DER VERSCHILLENDE VORMEN CONSTATEEREN?

Kern en plasma zijn zoo onmisbare bestanddeelen van de energide, verkeeren in zoo ononderbroken wisselwerking, dat het uitermate moeilijk is het aandeel van ieder aan de ontwikkeling van een individu te bepalen.

Bij de vele, sinds 1900 op het voetspoor van MENDEL ondernomen, kruisingsproeven is meer en meer gebleken, dat de kern en wel meer speciaal de chromosomen van deze een zeer belangrijke rol in de overerving spelen en dit feit heeft de belangstelling in de rol van het protoplasma meer en meer op den achtergrond geschoven, zoodat velen geneigd zijn bij overervingsvragen het protoplasma geheel uit te schakelen en de kern als de eenige factor van belang in dezen te beschouwen, ja wij mogen wel zeggen, dat wij allen dit standpunt — zij het ook onbewust — innemen: overervingsvragen zijn meer en meer kernvragen geworden.

Toch is er alle reden om in dezen de noodige voorzichtigheid te betrachten; meer en meer toch blijkt — al is het nog wel in geen enkel geval strict bewezen — dat, behalve bij de lagere organismen, zelfs in die gevallen waarin het plasma van de mannelijke gameet in de eicel binnentreedt, dit daar te gronde gaat zoodat de vaders, grootvaders en verdere mannelijke voorouders aan hun nakomelingen slechts kernsubstantie en geen plasma geleverd hebben.

Al het plasma in ons eigen lichaam b.v. aanwezig is dus van onze vrouwelijke voorouders afkomstig; het is direct en onafge-



broken in de vrouwelijke lijn, zonder eenige vermenging, overgeërfd terwijl er in iedere generatie een vermenging van de ei-kern van de moeder met een sperma-kern van den vader plaats grijpt.

A priori zou men dus aan het, steeds onvermengd van generatie tot generatie verder gaande plasma, in de overerving de voorkeur moeten geven boven de zich steeds vermengende kernsubstantie's.

En zelfs als men — zooals in casu — door experimenten de groote beteekenis van de kern bij de overerving heeft leeren kennen, mag men toch niet die merkwaardige ononderbroken plasma-overbrenging verwaarloozen. Dat dit — althans feitelijk — toch geschiedt is wel in de eerste plaats het gevolg van de omstandigheid, dat men *weet*, dat de kernen van twee in erfelijk opzicht verschillende vormen verschillend zijn, terwijl men *niet* weet of hun plasma al dan niet verschillend is.

Om een concreet voorbeeld te noemen: wij weten dat *Oenothera muricata* en *Oenothera Lamarckiana* daardoor van elkaar verschillen, dat de eerste in haar somatische kernen een *rigens*-complex en een *curvans*-complex, de laatste in deze een *velans*-complex en een *gaudens*-complex bezit, maar wij weten niet of het plasma van *Oenothera muricata* van dat van *Oenothera Lamarckiana* verschilt, ja wij weten zelfs niet of alle „soorten” van het geslacht *Oenothera*, of wil men dit wat beperken, van het ondergeslacht *Onagra*, waartoe de Oenotheren met welke wij experimenteeren alle behooren, de zelfde of verschillende soorten van plasma bezitten.

In 1919 nu werd eene poging gedaan om hieromtrent uitsluitsel te krijgen.

De Oenotheren schenen voor dit doel een bij uitstek gunstig object te zijn omdat het — zooals RENNER het eerst aantoonde, al kwam hij ook later min of meer op deze meening, ten minste waar het om fijnere kenmerken der betreffende vormen gaat, terug — mogelijk is verschillende Oenotheren, b.v. *Oenothera Lamarckiana* synthetisch samen te stellen.

Hierdoor is men in staat dezelfde kern-combinatie, in casu de combinatie *velans-gaudens*, in plasma afkomstig van *Oenothera muricata* en in plasma afkomstig van *Oenothera biennis* te brengen. Noemen wij het plasma van *Oenothera muricata* naar de door RENNER aan het in de eikern van deze aanwezige complex gegeven benaming, *rigens*-plasma en het plasma van *Oenothera biennis*

*albicans* plasma, dan kunnen wij dus — het voorloopig in het midden latende welke minder diepgaande veranderingen het *velans*- en *gaudens*-complex kunnen ondergaan — *velans-gaudens* complexen in *rigens*-plasma en *velans-gaudens* complexen in *albicans* plasma, of — kort uitgedrukt — *Oenothera Lamarckiana*'s met *rigens*-plasma en *Oenothera Lamarckiana*'s met *albicans*-plasma maken.

Kruisen wij b.v. een *murivelutina*, welker eiplasma wij dus als *rigens*-plasma aanduiden, en die in de helft dezer eicellen *rigens*-kernen, in de andere helft *velans*-kernen bezit, met eene *murilaeta* of — wat, wat de mannelijke kern betreft, hetzelfde is — met eene *biennilaeta*, dus met een vorm, die in haar pollen alleen *gaudens*-kernen produceert, dan zullen uit de eieren met *rigens*-plasma en *velans*-kernen der moeder, zygoten ontstaan, die een *velans-gaudens*-kern in *rigens*-plasma bezitten en deze zullen zich dus tot *Lamarckiana*'s met *rigens*-plasma ontwikkelen

Even gemakkelijk is het eene *Lamarckiana* met *albicans*-plasma te maken. Daartoe kan men b.v. eene *Oenothera biennis*, die *albicans*-plasma in haar eicellen heeft, met eene willekeurige *Lamarckiana* kruisen; men kruist dan feitelijk een eikel met *albicans*-plasma en een *albicans*kern met *velans*- en *gaudens*kernen.

Als resultaat krijgt men dan:

- 1°. zygoten met *albicans*-plasma en een *albicans-velans*kern, die zich tot *biennivelutina*'s ontwikkelen.
- 2°. zygoten met *albicans*-plasma en een *albicans-gaudens*kern, uit welker deeling *biennilaeta*'s ontstaan.

Kruist men dan verder een der zoo verkregen *biennivelutina*'s met een der zoo verkregen *biennilaeta*'s, dan kruist men eicellen met *albicans*-plasma en een *velans*kern en eicellen met *albicans*-plasma en een *albicans*kern met *gaudens*kernen en verkrijgt:

- 1°. een zygote met *albicans*-plasma en een *velans-gaudens*-kern = eene *Lamarckiana* met *albicans*-plasma.
- 2°. eene zygote met *albicans*-plasma en een *albicans-gaudens*-kern = eene *biennilaeta*.

Natuurlijk kan men deze proef op verschillende wijzen varieeren en zoo langs verschillenden weg *Lamarckiana*'s met *rigens*-plasma en *Lamarckiana*'s met *albicans*-plasma verkrijgen.

Heeft men dus eenmaal zulke *Lamarckiana*'s met *rigens*-plasma en met *albicans*-plasma, dan kan men, gesteld dat de *velans-gaudens*-

complexen inderdaad onveranderd gebleven zijn, nagaan of en zoo ja welken invloed het plasma op de morphologische kenmerken van *Lamarckiana* heeft, want beide „soorten” van *Lamarckiana* verschillen slechts in den aard van hun plasma. Natuurlijk mag men — als men een negatief resultaat verkrijgt — dan nog niet besluiten, dat het plasma *geen* invloed heeft, want

- 1°. bestaat de mogelijkheid, dat alle *Oenotheren* de zelfde plasma-soort bezitten;
- 2°. bestaat de mogelijkheid, dat de *velans-gaudens* combinatie *niet* onveranderd gebleven is.

Voorloopig behoeven wij echter met een negatief resultaat *geen* rekening te houden want ons aanvankelijk verkregen resultaat was allerminst negatief.

De door ons met elkaar vergeleken *Lamarckiana*'s hadden de volgende afstamming.

I. *De Lamarckiana's met albicansplasma*

*O. biennis* 1915, 10.1  $\times$  *O.*

*Lamarckiana* 1915, 5.12

*O. muricata* 1915, 7.1  $\times$  *O.*

*Lamarckiana* 1915, 5.9

*O. biennilaeta* 1916, 128.3  
= *albicans* 10.1  $\times$  *gaudens*  
5.12 in *albicansplasma*

*O. murivelutina* 1916, 134.4  
= *rigens* 7.1  $\times$  *velans* 5.9

*O. Lamarckiana* 1918, 16A.23 zelf  
= *gaudens* 5.12  $\times$  *velans* 5.9  
in *albicansplasma*.

*O. Lamarckiana* 1919 130  
= *gaudens* 5.12  $\times$  *velans* 5.9  
in *albicansplasma*.

Deze *Lamarckiana* cultuur 1919 130 was grootbloemig, in alle

opzichten eene typische *Lamarckiana* en zeer homogeen, zooals onderstaande photo toont.

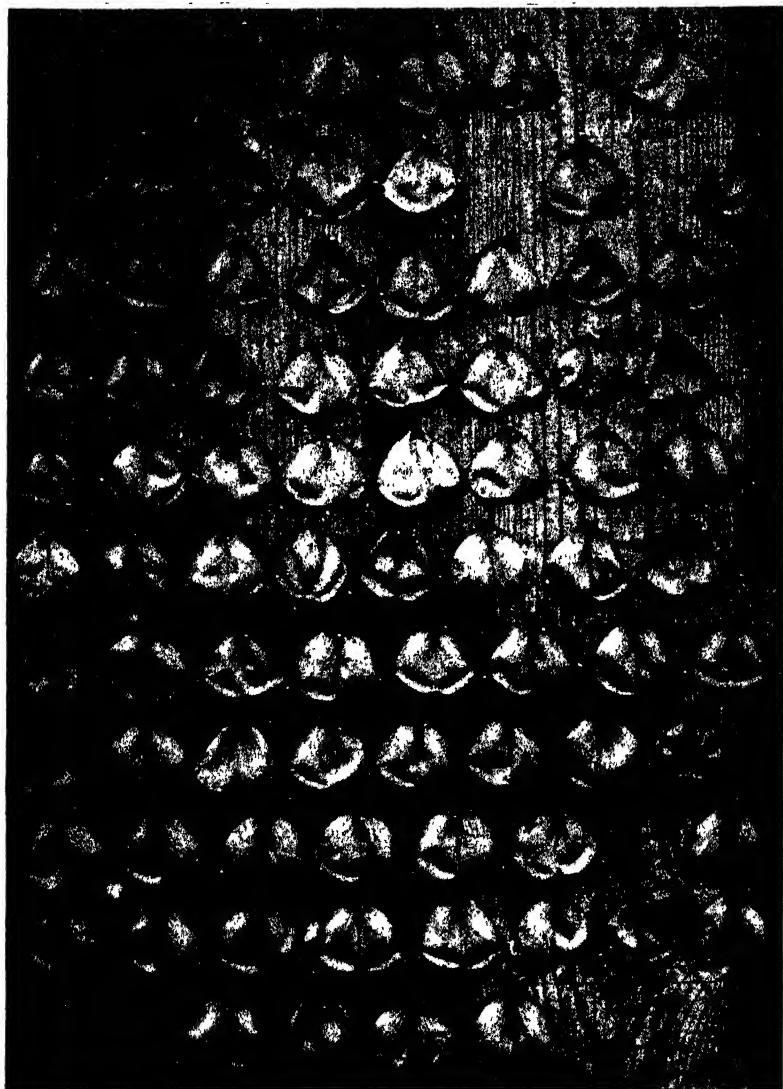


Fig. 1. *O. Lamarckiana* met *albicans*-plasma 1919 130 door zelfbevruchting van *Lamarckiana* 1918, 16A23 verkregen. Van iedere plant is één bloemblad gefotographeerd, de photo toont de groote homogeniteit der grootbloemige „soort.”

Ook in 1920 bleef deze grootbloemigheid en homogeniteit bestaan, getuige de uit 73 exemplaren bestaande cultuur n° 150, die uit door zelfbevruuchting verkregen zaden van de *Lamarckiana* 1910 n°. 130 27 was verkregen. Ook „muteerde” deze synthetische *Lamarckiana* op overeenkomstige wijze als de oorspronkelijke *Lamarckiana*'s van DE VRIES.

## II. De *Lamarckiana*'s met *rigensplasma*.

<i>O. muricata</i> 1915, 7.1 × <i>O.</i> <i>Lamarckiana</i> 1915, 5.9.	<i>O. Lamarckiana</i> 1915, 5.5 × <i>O. biennis</i> 1915, 9.1.
---	---

<i>O. murilaeta</i> 1916, 134.5 = <i>rigens</i> 7.1 × <i>gaudens</i> 5.9 in <i>rigensplasma</i>	× <i>O. fallax</i> 1918 21B1 zelf = <i>velans</i> 5.5 × <i>rubens</i>
---	--

*O. Lamarckiana* 1918 21B.1 zelf  
 = *gaudens* 5.9 × *velans* 5.5  
 in *rigensplasma*.

*O. Lamarckiana* 1919 136  
 = *gaudens* 5.9 × *velans* 5.5  
 in *rigensplasma*.

Deze *Lamarckiana* cultuur 1919 136 was kleinbloemig, overigens een typische *Lamarckiana*, in sterilen toestand van die met *albicansplasma* niet te onderscheiden, ook was zij (afgezien van enkele mutanten) zeer homogeen.

Onderstaande photo is op *dezelfde* schaal als Fig. 1 genomen en toont duidelijk het groote verschil in bloemgrootte tusschen onze *Lamarckiana*'s met *albicansplasma* en met *rigens-plasma*.

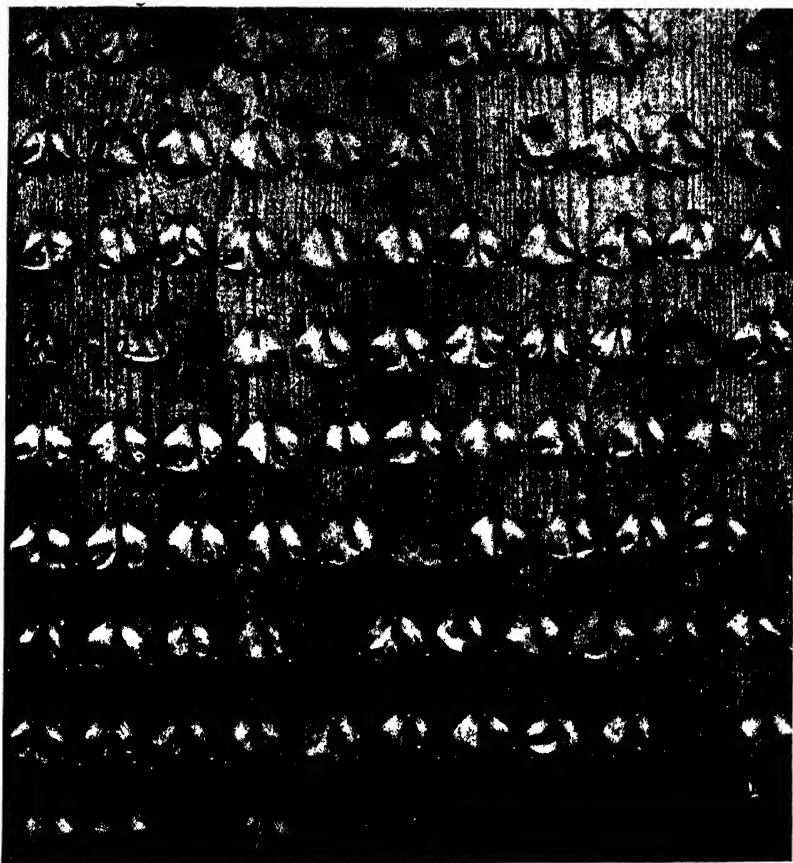


Fig. 2. *O. Lamarckiana* met rigensplasma, 1919 136 door zelfbevruchting van *Lamarckiana*, 1918, 21B.1 verkregen. Van iedere plant is één bloemblad gefotografeerd; de photo toont de groote homogeniteit dezer kleinbloemige „soort.”

Wij geven hieronder (Fig. 3) nog een photo van bloeiende planten, die het verschil in bloemgrootte en daarmee samenhangende verschil in vorm en grootte der bloemknoppen duidelijk toont.

Mogen wij dit *zéér opvallende* verschil in bloemgrootte nu aan den invloed van het plasma toeschrijven?

Laat ons eerst zien in hoeverre onze beide *Lamarckiana*'s vergelijkbaar zijn.



FIG. 3. Links: twee *Lamarckiana*'s met *albicans*-plasma, rechts twee *Lamarckiana*'s, met *rigens*plasma.

plasma, de andere *rigens*-plasma heeft. Dus: wij mogen besluiten, dat het 't *rigens*-plasma is, dat de kleinbloemigheid onzer *Lamarckiana*'s met *rigens*-plasma veroorzaakt?

Als wij de formules dezer beide *Lamarckiana*'s opschrijven krijgen wij:

O. *Lamarckiana*-cultuur 1919 n°.

$$130 = \frac{\text{gaudens } 5.12}{\text{velans } 5.9}$$

in *albicans*-plasma.

O. *Lamarckiana*-cultuur 1919 n°.

$$136 = \frac{\text{gaudens } 5.9}{\text{velans } 5.5}$$

in *rigens*-plasma.

Beide „soorten” hebben dus *velans* kernen en *gaudens* kernen van grootbloemige zuster-

*Lamarckiana*'s (met onbekend plasma) afkomstig, zelfs is het *velans*-complex van de eene en het *gaudens*-complex van de andere van hetzelfde *Lamarckiana* individu afkomstig; zij verschillen dus feitelijk alleen daarin, dat de eene *albicans*-

A priori is daarvoor zeker veel te zeggen omdat *O. muricata*, aan welke onze *Lamarckiana*'s met *rigens*-plasma dat plasma ontleend hebben, zich door zeer kleine bloemen onderscheidt.

Evenwel zullen wij daartoe toch alleen dan mogen besluiten, als blijkt dat een *velans-gaudens* complex in *rigens*-plasma *altijd* kleine, een *velans-gaudens* complex in *albicans*-plasma *altijd* groote bloemen ontwikkelt.

Laat ons zien in hoeverre dit het geval is en nu eerst de bloemgrootte onzer beide zooveen vergeleken *Lamarckiana*'s nader bepalen.

Daartoe werd de lengte en breedte der petala in centimeters gemeten en de grootte van het petalum uitgedrukt in een breuk waarvan de lengte de teller en de breedte van het petalum de noemer vormt.

Onze culturen 1919 130 t/m 134, allen uit zelfbevrucht zaad<sup>1)</sup> van de synthetische *Lamarckiana* 1916 16A23 verkregen gaven de volgende maten der petala te zien:

130.1 $\frac{4.8}{5.7}$	130.5 $\frac{5.2}{6}$	130.9 $\frac{4.8}{5.8}$	130.13 $\frac{4.8}{5.6}$
130.2 $\frac{4.9}{5.8}$	130.6 $\frac{4.8}{5.8}$	130.10 $\frac{4.9}{5.2}$	130.14 kwam niet in bloei
130.3 $\frac{4.8}{5.5}$	130.7 kwam niet in bloei	130.11 $\frac{5}{5.7}$	130.15 $\frac{4.8}{5.5}$
130.4 $\frac{4.8}{5.7}$	130.8 $\frac{5.2}{5.9}$	130.12 $\frac{5}{6}$	130.16 jong gestorven. etc (totaal 30 stuks)
131.1 $\frac{4.8}{5.5}$	131.5 $\frac{4.3}{5}$	131.9 $\frac{4.8}{5.4}$	131.13 $\frac{4.6}{5.1}$
131.2 $\frac{4.5}{5.2}$	131.6 $\frac{4.9}{5.4}$	131.10 $\frac{4.7}{5.6}$	131.14 $\frac{4.8}{5.6}$
131.3 $\frac{4.8}{5.5}$	131.7 $\frac{5.1}{5.6}$	131.11 $\frac{4.8}{5.4}$	131.15 was lata-achtig
131.4 $\frac{4.9}{5.9}$	131.8 $\frac{5}{5.9}$	131.12 $\frac{4.4}{5}$	131.16 $\frac{4.5}{4.9}$ etc. (totaal 35 stuks)

1) De verschillende nummers dezer culturen zijn daardoor veroorzaakt dat het zaad van 4 verschillende vruchten afzonderlijk werd uitgezaaid.



132.1	$\frac{5.1}{5.6}$	132.5	$\frac{4.9}{5.4}$	132.9	$\frac{4.8}{5.5}$	132.13	$\frac{4.5}{5.1}$
132.2	$\frac{5.7}{5.9}$	132.6	$\frac{4.5}{4.9}$	132.10	$\frac{5}{5.9}$	132.14	$\frac{4}{5}$
132.3	$\frac{4.5}{5.3}$	132.7	heeft niet ge- bloeid	132.11	$\frac{4.7}{5.4}$	132.15	$\frac{4.4}{5}$
132.4	$\frac{4.8}{5.5}$	132.8	$\frac{4.8}{5.9}$	132.12	$\frac{4.8}{5.4}$	132.16	$\frac{4.8}{5.6}$ etc. (totaal 22 stukke)
133.1	$\frac{4.6}{5.2}$	133.2	$\frac{4.8}{5.2}$	133.3	lata	133.4	lata
133.5	$\frac{4.3}{4.8}$ (totaal 5 stukke)						
134.1	$\frac{4.8}{5.2}$	134.5	$\frac{4.7}{5.7}$	134.9	$\frac{4.9}{5.3}$	134.13	lata
134.2	$\frac{3.8}{4.3}$	134.6	$\frac{4.5}{5}$	134.10	$\frac{4.5}{5}$	134.14	$\frac{4.5}{4.9}$
134.3	$\frac{4.1}{4.9}$	134.7	$\frac{4.9}{5.8}$	134.11	$\frac{3.8}{4.7}$	134.15	$\frac{4}{4.4}$
134.4	$\frac{4.8}{5.11}$	134.8	$\frac{4.5}{5.1}$	134.12	$\frac{4.4}{5.1}$	134.16	$\frac{4.2}{4.9}$ etc. (totaal 32 stukke)

Daarentegen gaven de nakomelingen van de *Lamarckiana* met *rigens*-plasma n°. 1918 21B, van welke het zaad van verschillende vruchten in 1919 afzonderlijk onder de nummers n°. 136 t/m 41 werd uitgezaaid, geheel andere afmetingen der petala te zien en wel:

136.1	$\frac{3.2}{4.2}$	136.5	$\frac{3.3}{4.1}$	136.9	$\frac{3.2}{4}$	136.13	$\frac{3.5}{4.4}$
136.2	$\frac{3.3}{4.1}$	136.6	$\frac{3.1}{3.9}$	136.10	$\frac{3.3}{4.2}$	136.14	$\frac{3.6}{4.5}$
136.3	$\frac{3.4}{4.3}$	136.7	$\frac{3.8}{4.5}$	136.11	$\frac{3.2}{4}$	136.15	$\frac{3.3}{4.3}$
136.4	$\frac{3.2}{4.3}$	136.8	$\frac{3.2}{4.1}$	136.12	$\frac{3.3}{4.1}$	136.16	$\frac{3.4}{4.2}$ etc. (totaal 26 stukke)
137.1	$\frac{3.8}{4.2}$	137.5	geen maat (bloede te laat)	137.9	$\frac{3.2}{4}$	137.13	$\frac{3.2}{4}$
137.2	niet gebloeid	137.6	$\frac{3.5}{4}$	137.10	$\frac{3.2}{3.7}$	137.14	$\frac{3.4}{4.1}$
137.3	$\frac{3.3}{4}$	137.7	$\frac{3.3}{4}$	137.11	$\frac{3.4}{4.1}$	137.15	$\frac{3.4}{4}$
137.4	$\frac{3.3}{3.9}$	137.8	$\frac{3.5}{4.1}$	137.12	$\frac{3.1}{4}$	137.16	$\frac{3.2}{3.2}$ (totaal 24 stukke)

138.1 $\frac{3.6}{4}$	138.4 $\frac{3.3}{3.8}$	138.7 dood	
138.2 $\frac{3}{3.6}$	138.5 niet gebloeid	138.8 $\frac{3.3}{3.6}$	
138.3 niet gebloeid	138.6 $\frac{3.3}{4}$	138.9 $\frac{3.3}{3.8}$	
139.1 $\frac{2.9}{3.7}$	139.5 $\frac{3.2}{3.6}$	139.9 $\frac{3.4}{4.2}$	139.13 $\frac{3.5}{4}$
139.2 niet gebloeid	139.6 $\frac{3.8}{3.7}$	139.10 $\frac{3.5}{4}$	139.14 $\frac{3.5}{4}$
139.3 $\frac{3.5}{3.6}$	139.7 $\frac{3.4}{3.6}$	139.11 $\frac{3.4}{4.1}$	139.15 $\frac{3.2}{4}$
139.4 $\frac{2}{1.9}$ (ziekeplant)	139.8 $\frac{3.5}{3.6}$	139.12 $\frac{3.2}{3.9}$	139.16 $\frac{3.2}{4}$ etc. (totaal 34 stuks)
140.1 $\frac{3.3}{4}$	140.5 $\frac{3.2}{4.5}$	140.9 $\frac{3.5}{4}$	140.13 $\frac{3.1}{4}$
140.2 $\frac{3.4}{4.1}$	140.6 $\frac{3.2}{3.9}$	140.10 $\frac{3.2}{3.5}$	140.14 $\frac{3.7}{4.3}$
140.3 $\frac{3.3}{4}$	140.7 $\frac{3.4}{4.1}$	140.11 niet gebloeid	140.15 $\frac{3.4}{4.3}$
140.4 $\frac{3.2}{4}$	140.8 $\frac{3.5}{4.2}$	140.12 $\frac{3.3}{3.6}$	140.16 $\frac{3.4}{4.3}$ etc. (totaal 1 stuks)
141.1 $\frac{3.3}{4.4}$	141.5 $\frac{3.6}{4.6}$	141.9 $\frac{3.4}{4.3}$	141.13 $\frac{3.5}{4.4}$
141.2 $\frac{3.4}{4.4}$	141.6 $\frac{3.4}{4.4}$	141.10 $\frac{3.5}{4.4}$	141.14 $\frac{3.4}{4.3}$
141.3 $\frac{3.4}{4.5}$	141.7 $\frac{3.4}{4.3}$	141.11 $\frac{3.6}{4}$	141.15 $\frac{3.5}{4.3}$
141.4 $\frac{3.5}{4.2}$	141.8 $\frac{3.4}{4.3}$	141.12 $\frac{3.5}{4.3}$	141.16 $\frac{3.4}{4.5}$ etc. (totaal 20 stuks)

Het verschil tusschen de bloemgrootte der *Lamarckiana's* met *albicans*-plasma en die der *Lamarckiana's* met *rigens*-plasma blijkt ook hieruit zeer duidelijk. Of er binnen iedere groep nog kleine genotypische verschillen aanwezig zijn, valt niet met zekerheid te zeggen; ik vermoed van niet, daar de modificatie bij de bloemgrootte eene belangrijke rol speelt en, zooals de graphische voorstelling op Plaat II toont, de in 1920 verkregen nakomelingen van n°. 130 27 over het algemeen grootere bloemen hadden dan deze

plant; terwijl het, daar de cultuur dit jaar op hoogen grond te Velp en het vorige jaar op bollen-grond te Bennebroek plaats greep, voor de hand zou hebben gelegen in het algemeen kleinere bloemen te verwachten.

Terwijl er dus geen twijfel aan is, dat de besproken *Lamarckiana's* met *rigens*-plasma veel kleinere bloemen bezitten, dan die met *albicans*-plasma, mogen wij dat resultaat toch niet aan dat verschil in plasma toeschrijven, zoo lang niet vaststaat, dat alle *Lamarckiana's* met *rigens*-plasma kleinbloemig en alle *Lamarckiana's* met *albicans*-plasma grootbloemig zijn.

Wat leeren ons hieromtrent onze culturen van dit jaar (1920)? Wij hebben thans de volgende *Lamarckiana's* in cultuur:

N°. 116. O. *Lamarckiana*, afkomstig van Dr. GOETHART n°. 1919 200. 1 zelf; van deze is het plasma onbekend.

De 11 planten dezer cultuur hebben de volgende petala-maten:

n°. 1 is *nanella*, de overige zijn *Lamarckiana's* met de volgende maten:  $\frac{3.2}{4}$ ;  $\frac{5}{6.5}$ ;  $\frac{5.1}{6.7}$ ;  $\frac{5}{6.7}$ ;  $\frac{4.7}{6}$ ;  $\frac{5}{6.5}$ ;  $\frac{5.2}{6.7}$ ;  $\frac{5.2}{6.9}$ ;  $\frac{5.3}{6.7}$ ;  $\frac{4.5}{6.3}$ ; met uitzondering van n°. 2 dus zeer grootbloemig en homogeen. Men moet bij de beoordeeling van dit laatste meer de noemer van de breuk, die de breedte van het petalum aangeeft in het oog houden dan de teller, de laatste toch geeft de afstand tusschen de basis van het petalum en de insnijding aan de top aan en daar deze laatste klaarblijkelijk (beoordeeld naar bloemen aan dezelfde plant) nog sterker modificeerbaar is dan de eerste, is de noemer het meest geschikt om de al- of niet-homogeniteit van eene cultuur te beoordeelen.

N°. 117. O. *Lamarckiana* met *albicans*plasma 1918. 19B1 zelf. Deze plant was het resultaat van de kruising eener biennilaeta ♀ met een *fallax* ♂. De cultuur bestaat uit 38 exemplaren, die thans alle, behalve n°. 38, die ziek is, bloeien. De maten (opgenomen 17 Juli) zijn de volgende:

$\frac{2.5}{3.5}$  (eene bepaald afwijkende plant, geen *Lamarckiana*)  $\frac{5}{5.2}$ ;  $\frac{3.8}{4.6}$ ;  $\frac{3.5}{3.7}$ ;  $\frac{2.9}{3.9}$ ;  
 $\frac{3.2}{3.7}$ ;  $\frac{4.5}{6.5}$ ; dood,  $\frac{5.2}{6.5}$ ;  $\frac{3.4}{4.2}$ ;  $\frac{2.9}{4}$ ;  $\frac{3.2}{4.5}$ ;  $\frac{3.5}{4.5}$ ;  $\frac{3}{3.9}$ ;  $\frac{4.5}{5.5}$ ;  $\frac{4.8}{5.7}$ ;  $\frac{4.2}{5.2}$ ;  $\frac{3.6}{4.5}$ ;  $\frac{4.5}{5.6}$ ;





$\frac{3.5}{4.5}$ ;  $\frac{3.5}{4.5}$ ;  $\frac{4.5}{5.5}$ ;  $\frac{4.5}{5.1}$ ;  $\frac{4.2}{5.2}$ ;  $\frac{3.4}{4.2}$ ;  $\frac{3.4}{4.2}$ ;  $\frac{3.6}{4.5}$ ;  $\frac{3.3}{4.2}$ ;  $\frac{3.5}{4.2}$ ;  $\frac{4.2}{5.6}$ ;  $\frac{2.5}{3.6}$ ;  $\frac{4.5}{5.8}$ ;  $\frac{3.4}{4.3}$ ;  
 $\frac{3}{4}$ ;  $\frac{4.1}{5.5}$ ;  $\frac{3.5}{4.2}$ ;  $\frac{4.6}{5.5}$  de laatste bloeit niet.

In deze cultuur zijn ongetwijfeld verschillen aanwezig, die niet aan gewone modificatie kunnen worden toegeschreven want de verschillen blijven, ook al zijn de planten door den tijd van het jaar gemodificeerd, zooals onderstaande, op 1 Aug. 1920 verkregen, maten toonen.

2.5 (als boven) 4 3.1 3.1 2.9 3.1 4.2 dood; 4.7 2.9 2.9 3.1;  
 $\frac{3.5}{5}$ ;  $\frac{4.1}{3.8}$ ;  $\frac{3.9}{3.8}$ ;  $\frac{5}{5}$  dood;  $\frac{6.2}{3.6}$ ;  $\frac{3.9}{3.9}$ ;  $\frac{4.2}{4.2}$ ;  
 $\frac{3.4}{4.2}$ ;  $\frac{2.8}{4}$ ;  $\frac{4.1}{5.3}$ ;  $\frac{4}{5}$ ;  $\frac{4}{5}$ ;  $\frac{3}{3.8}$ ;  $\frac{4}{5}$ ;  $\frac{3.2}{4.1}$ ;  $\frac{3.1}{4.1}$ ;  $\frac{4}{5.2}$ ;  $\frac{3.9}{4.8}$ ;  $\frac{4.1}{5.1}$ ;  $\frac{3}{3.7}$ ;  $\frac{3}{3.7}$ ;  
 $\frac{3}{3.8}$ ;  $\frac{3.6}{4.2}$ ;  $\frac{3.1}{3.7}$ ;  $\frac{4}{5.2}$ ;  $\frac{2.5}{3.1}$ ;  $\frac{4.3}{5.4}$ ;  $\frac{3.1}{3.8}$ ;  $\frac{2.9}{3.8}$ ;  $\frac{4.2}{5.2}$ ;  $\frac{3.3}{4}$ ;  $\frac{4}{5.1}$ ;  $\frac{3.1}{4.2}$ .

De geproduceerde bloemen zijn dus in de 14 dagen, die tusschen de 1° en de 2° meting liggen, kleiner geworden en plant 117.38 is in bloei gekomen, maar dezelfde planten, die vroeger grootbloemig waren zijn dit nog en hetzelfde geldt van de planten met kleinere bloemen.

N°. 118. O. *Lamarckiana* met *rigens*-plasma 1918 21B1 zelf; deze cultuur is dus een zustercultuur van de cultuur 1919 136.

Zij bestond uit 31 planten en gaf op 17 Juli de volgende maten der petala:

$\frac{2.6}{3.6}$ ;  $\frac{2.6}{3.5}$ ; rozet;  $\frac{2.5}{3.5}$ ;  $\frac{2.4}{3}$ ;  $\frac{2.7}{4}$ ;  $\frac{2.5}{3.7}$ ;  $\frac{2.7}{3.9}$ ;  $\frac{2.4}{3.2}$ ;  $\frac{2.5}{3.5}$ ;  $\frac{2.6}{3.7}$ ;  $\frac{3}{4.1}$ ;  $\frac{2.5}{3.7}$ ;  $\frac{2.6}{3.6}$ ;  
 $\frac{3}{3.9}$ ;  $\frac{3}{3.8}$ ;  $\frac{2.5}{3.4}$ ;  $\frac{3}{3.7}$ ;  $\frac{2.9}{3.7}$ ;  $\frac{2.6}{3.6}$ ;  $\frac{3}{3.8}$ ;  $\frac{3}{3.7}$ ;  $\frac{2.4}{3.2}$ ;  $\frac{2.7}{3.6}$ ;  $\frac{2.9}{3.6}$ ;  $\frac{2.5}{3.6}$ ;  $\frac{2.7}{3.6}$ ;  $\frac{2.7}{3.4}$ ;  
 $\frac{3}{4.3}$ ;  $\frac{2.5}{3.5}$ ;  $\frac{2.6}{3.6}$ .

Ook deze *Lamarckiana* met *rigens*-plasma is dus beslist kleinbloemiger dan dan die met *albicans*-plasma; zij is bovendien weer homogeen.

N° 119. Deze cultuur is een zustercultuur van n°. 117, maar de moeder, O. *Lamarckiana* 1918 19B5 zelf was roodnervig, zij had *albicans*-plasma. Dientengevolge trad splitsing in rood- en witnerven

op, in de verhouding 1 : 1 n.l. 17 roodnerven en 15 witnerven. De op 13 Juli gemeten petala vertoonden de volgende maten:

4.2 ; 4.1 ;  $\frac{4}{5}$  ; 3.9 ; 4 ; 3.6 ; 4 ; 4 ; 4.2 ;  $\frac{4}{5}$  ; 4.1 ;  $\frac{4.5}{5.5}$  ; 4.3 ; 4 ;  
 5 ;  $\frac{5.2}{5}$  ; 5.1 ; 5.4 ; 4.9 ; 5.1 ; 5 ; 5.2 ; 4.9 ; 5.5 ;  $\frac{4.5}{5.5}$  ; 4.8 ;  $\frac{4}{5.6}$  ;  
 $\frac{4}{5.4}$  ;  $\frac{4.5}{5.1}$  ; 4 ; 3.8 ; 3.7 ; 3.9 ; 3.9 ; 3.8 ; 4 ; 4 ; 4 ; 4 ; 4.2 ; 4 ;  
 $\frac{4.2}{5}$  ;  $\frac{4}{5.2}$  ;  $\frac{4.2}{5.2}$  ;  $\frac{3.7}{4.7}$  ;

Ook deze *Lamarckiana met albicans-plasma* is dus zeer duidelijk grootbloemiger dan de *Lamarckiana's met rigens-plasma*.

N°. 141 is weer een *Lamarckiana* met onbekend plasma, deze is lang zoo grootbloemig niet als de *Lamarckiana* met onbekend plasma van Dr. GOETHART; wij zullen hier verder geen *Lamarckiana's* met onbekend plasma meer bespreken, daar deze in geen direct verband met de vraag onder discussie staan.

N°. 142 is eene *Lamarckiana* met albicans-plasma, ontstaan uit de kruising *biennilaeta (pseudo-gigas)* 1910 2 D6  $\times$  *biennivelutin* 1918 3D9.

Van 13—18 Juli (al naar de planten bloeiden, gemeten) kregen wij voor de petala de volgende cijfers:

2.9 ; 3.3 ;  $\frac{4}{4.7}$  ; 2.8 ;  $\frac{4}{3.4}$  ; 4 ; 4.5 ; 3.6 ; 3 ; 2.8 ; 4 ;  $\frac{3.7}{5}$  ; 2.3 ; 2.6 ;  
 3.7 ; 4 ;  $\frac{4}{4.7}$  ; 3.4 ;  $\frac{4}{5}$  ; 5 ; 5.5 ; 4.5 ; 4.1 ; 3.8 ; 4.9 ;  $\frac{3.7}{5}$  ; 2.7 ; 3.5 ;  
 3.3 ; 3.6 ; 4.1 ; 3.4 ; 2.9 ; 3.6 ; 4.3 ; 4.2 ; 4 ; 2.9 ; 3.2 ; 4 ; 2.9 ; 3.4 ;  
 4.1 ; 4.6 ; 5 ; 4.4 ; 3.9 ; 4.5 ; 5.2 ; 5.2 ; 4.8 ; 3.9 ; 3.8 ; 4.9 ; 3.7 ; 4.2 ;  
 3 ; 2.9 ; 4 ; 3.9 ; 3 ; 2.3 ; 3 ; 2.4 ; 4 ; 2.5 ; 2.9 ; 3 ; 2.5 ;  $\frac{2.9}{3.9}$  ;  
 3.9 ; 4 ;  $\frac{4}{5.4}$  ; 5.2 ;  $\frac{3.7}{3.3}$  ; 3.3 ; 4 ; 3.4 ;  $\frac{4}{5}$  ; 3.5 ;  $\frac{3.9}{4}$  ; 4 ; 3.5 ;  $\frac{3.9}{3.9}$  ;

Deze *Lamarckiana met albicans-plasma* heeft dus zoowel groote als kleine bloemen en is zeer heterogeen, wat de bloemgrootte betreft.

N°. 143 is een *Lamarckiana* met onbekend plasma; n°. 145 eveneens; ook met 146 is dit het geval, terwijl van n°. 148 maar één zaad kiemde. Van n°. 149 is weer het plasma onbekend, terwijl n°. 150 en 151 met *albicans*-plasma en no. 153 met *rigens*-plasma reeds besproken zijn, n°. 156 is weer een *Lamarckiana* met onbekend plasma.

Over het algemeen zijn dus de *Lamarckiana's* met albicans-plasma

beslist grootbloemiger dan die met *rigens*plasma, zelfs de zoo heterogene cultuur n°. 142, eene *Lamarckiana* met *albicans*-plasma, die vele planten met kleine bloemen bevat, heeft toch grootbloemige planten, die bij onze *Lamarckiana*'s met *rigens*-plasma nooit voorkomen.

*Voorloopig* moeten wij dus besluiten: *het rigens-plasma drukt de bloemgrootte der velans-gaudens combinatie.*

Natuurlijk volgt daaruit niet, dat de kernen door het plasma erfelijk veranderd worden, dit is zelfs zeer onwaarschijnlijk, al wat wij *voorloopig* kunnen zeggen is dat een *velans-gaudens*kern in *rigens*-plasma planten met kleinere bloemen schijnt te produceeren dan een *velans-gaudens*kern in *albicans*-plasma.

Of bij onze synthetische *Lamarckiana*'s het *velans-gaudens* complex geheel onveranderd is gebleven of wel in sommige gevallen onveranderd is, in andere niet, is een vraag, die wij in een artikel zullen bespreken, dat zoo spoedig mogelijk na het bekend worden der resultaten van het proefjaar 1920 zal verschijnen en waarin wij tevens zullen nagaan, welken invloed dat op onze *geheel voorloopige* conclusie betreffende den invloed van het plasma kan hebben. Ook de discussie van het verschil in opvatting tusschen RENNER en mij en die van de nieuwe opvatting van KOOIMAN stel ik uit totdat de resultaten van 1920 uitgewerkt zullen zijn.



# OVER GALLUS TEMMINCKII G. R. GRAY EN OVER DE EIKLEUR DER WILDE HOENDERLINNEONTEN

door J. P. LOTSY.

Gedurende een bezoek aan Londen in December 1919 had ik de gelegenheid in het Southkensington Museum of Natural History het origineele exemplaar van *Gallus Temminckii* te zien.

Het droeg een door de hand van GRAY geschreven etquette met het volgende opschrift:

*Gallus Temminckii* G. R. GRAY Type! Batavia ex coll. Frank.  
British museum Reg. 49. 3. 2. 66.

Op de achterzijde van dit etquette staat met dezelfde hand geschreven:

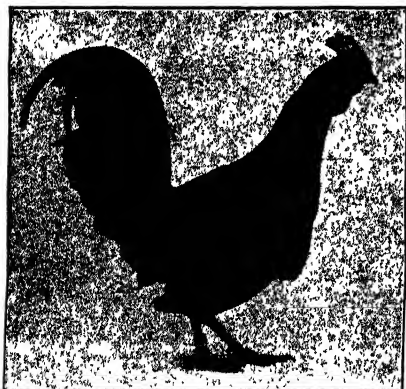
?? Hybrid between *G. varius* & *G. Bankiva* G. R. G.

Deze opmerking is *zeker* juist, het origineele exemplaar, een haan, stemt geheel overeen met een F<sub>1</sub> bastaardhaan door den Heer

HOUWINK te Meppel door kruising van een *bankiva* hen met een vorkstaarhaan (*G. varius*, syn: *G. furcatus*) verkregen.

Een photo van dit thans nog bij den Heer HOUWINK levende dier, gaat hiernaast.

Zooals algemeen bekend is, leggen sommige onzer tamme hoenderassen zuiver witte, andere donkerbruine eieren, terwijl meerdere kleurschaakeeringen tusschen deze uitersten voorkomen. In verband



F<sub>1</sub> haan der kruising *Gallus bankiva* ♀ ×  
*G. varius* ♂, gefokt door den Heer  
HOUWINK te Meppel.

met de vraag naar den oorsprong onzer hoenderrassen, is de eikleur der wilde linneonten van veel belang; de gegevens hierover in de mij toegankelijke litteratuur zijn echter uiterst schaarsch en weerspreken elkaar.

Ik maakte daarom van de gelegenheid gebruik om de eieren-collectie te Londen door te zien.

Tot mijne verbazing was in South-Kensington geen enkel ei van *Gallus varius* (syn: *furcatus*) aanwezig en waren ook de eieren der overige wilde hoenderlinneonten in zeer onvoldoend aantal, tenminste voor zulk eene grootsche inrichting, voorhanden.

Volgens vriendelijke mededeeling van Dr. VAN OORT, den directeur van 's Rijksmuseum voor Natuurlijke historie te Leiden zijn de eieren van het vorkstaarhoen „lichtgeelwit (roomkleurig) met een weinig geelbruinen tint, *steeds* ongevekt.”

Omtrent de eieren van *Gallus bankiva* vermeldt de „Catalogue of the Collection of Birds' Eggs in the British museum” Vol. 1. 1901 p. 59, het volgende:

„The eggs of the Red Jungle Fowl are of a regular oval form, smooth and with a considerable amount of gloss. They vary from cream color to pinkish buff. There is a great variation in the size of the eggs which measure from 1.6<sup>1)</sup> to 2.1 in length, and from 1.27 to 1.55 in breadth.”

In de collectie trof ik de volgende stukken aan.

3 eieren van Sikkhim Terai lichtbruin.

3 „ „ „ „ idem.

3 „ „ Sinzawai idem (de eieren kleiner dan van de beide vorige legfels.)

4 eieren van Kumaun Bhabur. Van dit legfel waren 2 eieren lichtbruin, 1 iets donkerder en het 4e vrij donkerbruin.

6 eieren van Sadhya Assam lichtbruin en kleiner.

5 „ „ Arrakan alle lichtbruin, 3 waren grooter en spitzer dan de 2 anderen.

1 ei van Rhammiggue heel lichtbruin.

1 „ „ Sikkhim lichtbruin.

1 „ „ Pegu, zeer klein roodbruin.

1 „ „ Philipine Islands groot en wit.

1) Inches.

2 eieren „ Nahun beide lichtbruin, het eene wat donkerder.

1 ei „ Tenerassim lichtbruin.

1 „ „ Thaeetmy lichtbruin.

*Alle* waren ongestippeld, of er een compleet legsel onder was durf ik niet te zeggen, zelfs het grootste legsel, zes eieren, lijkt mij — vergeleken met een legsel, dat ik eens op Java vond en waarvan naar mijne herinnering (voor welke ik echter geenszins in kan staan) de kleur eveneens lichtbruin was — voor *Gallus bankiva* zeer klein.

Een werkelijk roomkleurig ei trof ik in de collectie niet aan, wel is dat van Rhammiggue zeer licht bruin, maar heeft toch een duidelijk geelbruine tint. Het andere uiterste waarvan de Catalogue gewaagt, het pinkish buff, slaat zonder twijfel op het roodbruine zeer kleine ei van Pegu, dat in vorm en grootte zoo sterk van de andere afwijkt, dat het mij — als leek — zeer onwaarschijnlijk voorkomt, dat dit door een Kasintoe<sup>1)</sup> zou zijn gelegd. Van het zuiver witte ei der Philipijnen maakt de catalogus geen gewag; klaarblijkelijk twijfelde de samensteller van den Catalogus even zeer als ik aan de herkomst van dit ei, dat mij het ei van een gewone kamponkip lijkt, waarvoor ook de omstandigheid pleit, dat er een rose ring om een der pooten aanwezig is en het in Indië veel voorkomt, dat kamponkippen rood geverfd worden.

Zien wij van deze beide hoogst twijfelachtige eieren af, *dan beweegt zich de kleur der Bankiva eieren in de Southkensington collectie tusschen zéér licht en vrij donkerbruin, terwijl alle ongestippeld zijn.*

Van de eieren van *Gallus Lafayetti* (syn.: *G. Stanleyi*) zegt de Catalogus:

„The eggs of the Ceylon Jungle Fowl are regular ovals, smooth and glossy. They vary from pale reddish-buff to cream colour and they are minutely and closely speckled with reddish brown. Three specimens measure respectively: 1.7 by 1.3; 1.7 by 1.3; 1.85 by 1.4.

Aanwezig waren in de collectie:

1 ei van Ceylon, fijn bruin gespikkeld met enkele grootere vlekken.

1 „ „ „ „ „ „ „ 1 grootere vlek zichtbaar, zooals 't ei in de doos ligt.

1) Soendaneesche in W. Java gebruikelijke naam voor *Gallus bankiva*.



sprake is en er bij dit Linneon ook geen eieren in de collectie aanwezig zijn, die ook maar eenigszins zoo donkerbruin zijn als die onzer bruine eieren leggende tamme hoenders. Daar er wel niet de minste twijfel aan is, dat *Gallus bankiva* een belangrijk aandeel aan het ontstaan onzer hoenderrassen heeft, spreekt deze omstandigheid, nadat de Heer HOUWINK de fertiliteit der bastaarden van *Gallus bankiva* met *Gallus Sonnerati* heeft aangetoond mede voor het vermoeden, dat althans deze beide Linneonten aandeel aan het ontstaan onzer hoenderrassen hebben gehad.

Bij het toch altijd geringe aantal der stukken in de collectie van het British Museum ware het zeer gewenscht indien over de eikleur van andere verzamelingen, publieke of private mededeelingen werden gedaan.

Het eenige doel van dit stukje is daartoe op te wekken.

(Ingezonden: 10 September 1920.)

# HET ONTSTAAN, DE INRICHTING EN DE WERKING VAN HET IN HET WEENSCH E VIVARIUM ONDER- GEBRACHT E INSTITUUT VOOR BIOLOGISCH ONDERZOEK

(tegenwoordig Biologische Versuchsanstalt der Akademie der  
Wissenschaften in Wien)

door HANS PRZIBRAM

(voor Genetica vertaald door J. A. BIERENS DE HAAN).

## I.

Evenals het organisme bij de ontwikkeling van den in hem sluimerenden aanleg door uitwendige factoren gestuwd of geremd kan worden, zoo heeft ook de op bijzonderen aanleg gebaseerde werkzaamheid van den onderzoeker bepaalde uitwendige middelen noodig, om haar vollen kracht te kunnen ontplooien. In het bijzonder geldt dit voor de experimenteele takken der wetenschap, die hunne resultaten niet alleen aan denk- en schrijfwerk, maar ook aan het gebruik van voorwerpen uit de omgevende natuur danken. Ten tijde dat deze regels geschreven worden, treedt deze afhankelijkheid van den experimentator van de uitwendige omstandigheden wel bijzonder duidelijk aan het licht, nu het vaak moeilijk is de gewenschte chemicaliën te krijgen, ja zelfs vaak een proef daarom niet uitgevoerd kan worden, omdat de daarvoor noodzakelijke kamertemperatuur niet kan worden bereikt. Afgezien van deze, naar wij hopen spoedig voorbijgaande, toestanden, speelt toch ten allen tijde de inrichting van de werkplaatsen en hunne organisatie een gewichtige rol bij het verkrijgen van experimenteele resultaten. Bij de anorganische wetenschappen waren de laboratoria reeds lang voor proeven ingericht, en ook de physiologie als leer van de verrichtingen van het lichaam zag zich reeds in het bezit van geschikte instituten, toen nog de plaatsen ontbraken, die even gunstige condities boden voor andere biologische proeven. In den

tijd (1894) toen de kortgeleden als 70-jarig jubilaris gevierde WILHELM ROUX, de „Vader van de Ontwikkelingsmechanica der Organismen”, op het belang van het analytisch experiment voor de problemen der Formbildung en ontwikkeling wees, ontbraken den jongen zoölogen daartoe geschikte werkgelegenheden. Onder deze jongeren van de experimenteele biologie bevond zich ook de schrijver van dit artikel, en nam het besluit, niet alleen zelf mede te werken aan den opbouw van eene experimenteel gegrondveste rationeele biologie, maar ook door de oprichting van een geschikte arbeidsplaats aan anderen hiertoe eene gunstige gelegenheid te bieden.

Een verblijf aan de zeestations van Napels en Triëst versterkte hem in de overtuiging, dat een biologisch proefstation zich niet tot een bepaalde oekologische diergroep beperken moest, maar de mogelijkheid moest bieden organismen van het land, van zoet- en zeewater, dieren van alle klassen en eveneens planten in zijne proeven te betrekken. Mogen ook de lagere zeedieren ten gevolge van den primitieven toestand hunner eieren misschien het beste materiaal leveren voor ontwikkelings-mechanische proeven in engeren zin, ze deugen weer minder voor erfelijkheidsproeven, daar het te moeilijk is ze op te kweken, en ook de rassenvorming bij hen minder duidelijk is dan bij de land- en zoetwaterdieren en planten. Bovendien zijn de zeedieren te gevoelig voor de verandering van uitwendige factoren om een ruim veld te openen voor proeven omtrent de inwerking daarvan. En juist het maken van inrichtingen voor de veranderingen der uitwendige omstandigheden, die de onderzoekers onafhankelijk maken moesten van de zoo moeilijke en vaak buitensporig tijdroovende samenstelling van de gewenschte omstandigheden, was naast de mogelijkheid de dieren op te kweken het doel dat mij voor oogen zweefde voor het nieuwe instituutstype.

Er bestond voor mij dus geen enkele reden, het ontworpen instituut van onderzoek aan zee op te richten, of zelfs buiten mijne woonplaats Weenen, dat als een belangrijk centrum van wetenschap en als gunstig gelegen handelsplaats alle voordeelen bood voor het verkrijgen van hulpmiddelen als boeken, apparaten, chemicalien enz., en door buitenlanders gemakkelijk te bereiken was. Mij ontbrak echter een geschikt gebouw om het instituut in onder te brengen, en de middelen zoo'n instituut in grooten omgang in gang

te zetten. Toen deelde Prof. BERTHOLD HATSCHKE in 1901 mij in een gesprek mede, dat een geschikt gebouw voor een biologisch instituut vrij kwam in het z.g. „Vivarium”, dat door een in staat van faillissement verkeerende dierentuin te koop geboden werd. Die bijzondere geschiktheid bestond in de vrije ligging in het bekende Weensche natuurpark, het Prater, en in het vroegere gebruik als aquarium, zoodat groote bakken en bassins en verdere voor het onderbrengen van dieren geschikte ruimten voorhanden waren, terwijl de tuin die de gebouwen omgaf voorzien was van verschillende wateraanleg, en dus de aanplanting van land- en waterplanten mogelijk maakte.

Zoodra ik het gebouw gezien had, stond het bij mij vast, dat hier het biologisch instituut een waardige omlijsting vinden zou. In den loop van 1902 slaagde ik er in, het met twee botanici, die een gelijk plan als ik hadden, namelijk LEOPOLD VON PORTHEIM en WILHELM FIGDOR, eens te worden over hunne deelneming aan de leiding en het instandhouden van het instituut, en kon ik beginnen het gebouw te koopen en de eerste inrichting aan te wijzen. Den eersten Januari 1903 werd de „biologische Versuchsanstalt in Wien” met de zoölogische en botanische afdeeling geopend. Nog het zelfde jaar nam de Staat er aan deel door het huren van werktafels, die ter beschikking van andere onderzoekers gesteld werden. Groote middelen stonden nooit ter onzer beschikking, we moesten er naar streven met een minimum van middelen een maximum effect te bereiken. De aankoop van het gebouw kon ik slechts daardoor uitvoeren, dat de prijs tengevolge van het faillissement van de onderneming, en doordat de grond niet haar eigendom was, maar tot het hofdomein behoorde, zelfs voor toenmalige tijden bijzonder laag was. De eigenaardigheid, dat de leiders der afdeelingen geen tractement krijgen, maar zelfs nog bijdragen in het onderhoud van het instituut, is behouden gebleven ook bij het toevoegen van nieuwe afdeelingen, als de van 1907—1913 door WOLFGANG PAULI bezette physisch-chemische, en de sinds 1912 door EUGEN STEINACH geleide physiologische afdeeling. Om niet van het toevallig gebeuren van enkele personen het lot van het instituut te laten afhangen, hebben de stichters in Februari 1914 het ten geschenke gegeven aan de Academie der Wissenschaften, waarbij W. FIGDOR aan het hoofd kwam van een eigen afdeeling



voor planten-physiologie, terwijl de leiders van de zoölogische en botanische afdeling ook verder de administratieve leiding van het geheele instituut voeren. Als assistent van staatswege is sinds deze overgave PAUL KAMMERER werkzaam, die reeds aan de inrichting van het instituut belangeloos deelgenomen had, en vooral zijne groote ervaring over het houden van lagere dieren ter onzer beschikking gesteld had. Sinds hare opening heeft het instituut aan bijna 200 onderzoekers en onderzoeksters gelegenheid tot werken gegeven; naast Oostenrijkers, Tsjechen, Polen, Hongaren, Bosniërs, Serviërs en Italianen hebben er Rijks-Duitschers, Franschen, Zweden, Engelschen, Hollanders, Noord-Amerikanen, Russen en Japanners gewerkt. De ongelukkige oorlog heeft de mogelijkheid tot werken van ons instituut sterk beperkt, maar tot nog toe niet kunnen vernietigen. De betrekkingen met het buitenland zijn weer aangeknoopt, en met de vriendelijke ondersteuning van buitenlandsche vakgenooten en het juist begrip van de autoriteiten voor de noodzakelijkheid van het biologisch proefstation moet het lukken dit verder in stand te houden en weer in vollen gang te zetten. Daar dit echter in elk geval eenigen tijd duren zal en daardoor een zekere pauze is ingetreden, is het een geschikt oogenblik een blik terug te werpen op de gebruikte methoden en daarmee bereikte resultaten.

## II.

Het voorbeeld van eene volkomen opoffering van eigen drang tot onderzoek ten bate van anderen, dat ANTON DOHRN bij zijn zoölogisch station te Napels gegeven had, kon bij het biologisch proefstation niet in gelijken zin nagevolgd worden. Terwijl het er bij het genoemde station aan zee den stichter om te doen was geweest, het rijke dierenmateriaal van den Oceaan ter beschikking der zoölogen te stellen, zonder dat daarbij voorloopig aan andere dan descriptieve en vergelijkend embryologische doeleinden gedacht was, hebben wij het zwaartepunt gelegd op de propagandeering der experimenteele methoden in de biologie. Daar deze nog weinig bekend en uitgewerkt waren, was het niet voldoende slechts ruimte en materiaal ter beschikking van de belangstellende onderzoekers te stellen, en door eene bibliotheek hun verdere inleiding in hun

werk mogelijk te maken. Veeleer moest meestal de methode om het probleem aan te vatten, het gebruik der werktuigen en de verpleging van het te gebruiken levende materiaal door den leider van de afdeeling in bijzonderheden met de uitvoerende onderzoekers besproken, en ook voorgedaan worden. Zoo ontstond een veel nauwere band tusschen de onderzoekers van eene afdeeling, en stonden deze meestal niet als eenvoudige bezetters van werktafels, maar als medewerkers tegenover de personen, die tot den staf behoorden. Toen verder later vele onderzoekers speciaal met het doel naar het instituut kwamen, om zijne methoden te leeren kennen, werkten zij mede aan de problemen, die juist in bewerking waren. Door dit samenwerken konden dan gelijktijdig meer proeven opgesteld, en kon zoo weer sneller het door de onderzoekers verwachte resultaat bereikt worden.

Maar niet alleen binnen eene afdeeling kwam de wederzijdsche hulp allen ten goede, en bevorderde de oplossing der problemen, ook de vereeniging van verschillende afdeelingen tot een geheel was van nut. De botanische afdeeling kon de voor de zoölogische benoodigde voedingsplanten leveren, terwijl zij zelf, evenals de overige afdeelingen, profiteerde van de door de zoölogen beheerde temperatuurkamers en andere kwantitatieve inrichtingen. Zoo was één tuinman en één machinist voldoende voor aller behoeften. Mijn in groote hoeveelheid voor den oorlog gefokt, en voor erfelijkheidsproeven gebruikt rattenmateriaal kon voortdurend dieren afstaan voor physiologische doeleinden, en op deze wijze STEINACH een voldoende aantal oude dieren voor zijn opzienwekkende verjongingsproeven leveren. Voor het opstellen van proeven gaven vaak ook opwekkingen den doorslag, die in het onderling verkeer der afdeelingchefs gegeven werden. Analoge problemen op botanisch en zoölogisch gebied konden zodoende behandeld worden, terwijl men onderling in voeling bleef, en de uitkomsten tot gemeenschappelijke conclusies verwerkt worden, als bij de opvatting der regeneratie als groeiprobleem, en de behandeling der temperatuurcoëfficiënten. Dienden gelijke objecten voor proeven van verschillende onderzoekers, b.v. physiologen en zoölogen, dan konden vaak de waarnemingen en protocollen van den een direct door den ander gebruikt worden, waardoor arbeidsbesparing verkregen werd. In het bijzonder waren het echter de inrichtingen van

het instituut, die den experimentator zonder verdere moeite in staat stelden de uitwendige omstandigheden constant te houden, welke groote arbeids-economie meebrachten. Helaas is het functioneren van deze inrichtingen, die mij twee jaar technische arbeid gekost hebben, tegenwoordig wegens het gebrek aan electrische kracht en de onbereikbare kosten voorloopig onmogelijk. Daar deze inrichting voor het uitbreken van den oorlog reeds verschillende jaren beproefd gebleken is, en uitgebreide reeksen proeven gediend heeft, wil ik er hier een korte beschrijving van geven, die het principiële inhoudt, zonder op de details in te gaan.

Reeds bij de eerste inrichting van het instituut waren wij er op bedacht geweest, voor het onderbrengen van de verschillende dieren ruimten in orde te maken, waarin zij zich onder gunstige en aan hunne levenswijze aangepaste omstandigheden zouden kunnen voortplanten. Dit was ons zeer vergemakkelijkt door de bovenvermelde vroegere bestemming van het hoofdgebouw, dat bij gelegenheid van de werelddtentoonstelling in 1873 ingericht was als aquarium voor het groote publiek. Daardoor had het gebouw nog groote bassins met zeewater, en daar destijds het zeewater in circulatie gehouden moest worden, groote betonputten onder den grond. Door invoering van een centraal ventilatiesysteem, (methode CORI), konden wij ons de herhaalde verversching van het zeewater en de voortdurende aanvoer ervan uit Triëst besparen. Op deze wijze kon een voor zeewater niet meer noodige put als kunstmatige grot gebruikt worden, die de in onderaardsche plaatsen voorhanden levensomstandigheden nabootste van een bijna constante, nooit hooge temperatuur, een waterrijke, zuurstofarme lucht en voortdurende duisternis. Hier lukte het niet alleen vele diersoorten uit de grotten van Krain langen tijd in leven te houden, maar ook verschillende ervan tot voortplanting te brengen. De belangrijkste van hen was de grottensalamander *Proteus anguineus*. Vaak brachten de in den put gehouden wijfjes levende jongen ter wereld, die voor belangrijke proeven gebruikt werden, waarop ik nog terugkom. Behalve voor proeven met dieren diende deze put ook voor botanische doeleinden, zoo kon FIGDOR het zich gedurende verschillende jaren herhalende uitloopen van constant in het donker gehouden hyacintenbollen waarnemen, en zelfs voor krystallogenetische experimenten, die ik als bewijsstukken voor de later te

bespreken opvattingen over het wezen der regeneratie bij levende wezens noodig had.

In tegenstelling tot deze hollen dienden toen groote lichte zalen voor de opstelling van de aan veel zon gewende dieren, waarbij door stoken in den winter al deze vertrekken verwarmd werden, en in den zomer slechts die, welke dienden voor tropische temperaturen. Ondanks de zeer hooge en in grooten getale aanwezige vensters was toch het gebrek aan bovenlicht voor planten duidelijk merkbaar, waarin spoedig voorzien werd door het bouwen van een warme en een koude kas. Voor de koudbloedige werveldieren die niet gaarne directe zon hebben, bleken de met bovenlicht voorziene en in het binnenste deel van het gebouw liggende gangen zeer geschikt. Hier was het mogelijk amphibiën bij relatief hooge lichtintensiteit en toch niet te hoog oplopende temperatuur in leven te houden, ja zelfs verschillende generaties voort te kweken, wat voor de proeven van KAMMERER over kleuraanpassing en de mogelijkheid tot overerving daarvan volstrekt noodzakelijk was. Daarbij werd waargenomen, dat soorten die direct na hun vangst zich slechts voortplanten wilden in groote, speciaal voor dat doel buiten onder het niveau van de aarde ingegraven betonterrariën, later ook genoeg namen met de kleine in het inwendige van het gebouw opgestelde bakken, zonder de voortplanting te onderbreken. Hoe snel de temming kan geschieden bleek bij de uit Afrika ingevoerde bid-sprinkhanen: de in haar vaderland uiterst wilde en bij haar bijten en slaan met de vangarmen ook voor menschen pijnlijke *Sphodromantis bioculata* verliest haar wildheid reeds bij de eerste uit de eicocons in gevangenschap opgekweekte generatie, ook bij een even hooge temperatuur als die van haar vaderland. Omtrent de mogelijkheid de objecten in het leven te houden, waaraan door ons natuurlijk de grootste aandacht geschonken moest worden, daar het in leven blijven een eerste conditie voor elk biologisch onderzoek is, kan men zeggen, dat in het algemeen species uit de warme woestijnklimaten het best bij ons kunnen worden voortgeteeld, vaak gemakkelijker dan analoge soorten uit het land zelf. Zoo zijn de nakomelingen van onze Europeesche bid-sprinkhaan, *Mantis religiosa*, in gevangenschap veel zwakker dan die van *Sphodromantis*. De oorzaak hiervan zoek ik in de levensomstandigheden van onze huizen, die met het klimaat

van de woestijn overeenkomen, en voornamelijk de verwarmde kamers, waarin dieren uit ons land de gewone afwisseling van koude en warmte missen. Dit schijnt mij ook licht te werpen op de bijna steeds waar te nemen afstamming van onze huisdieren en dergelijke huisgenooten uit warme klimaten, waarvoor omzwervingen geen voldoende verklaring geven. Om ook grootere warmbloedige dieren als katten, guineesche biggetjes en hoenders op de gewenschte wijze onder te kunnen brengen, zijn tegelijk met den bouw der kassen ook een reeks kleine stallen met door hekken afgesloten uitloop gebouwd. Hier ging ook de slaaprat *Myoxus glis*, die als bijzonder onhandelbaar bekend staat, tot voortplanting over, zoodra hem boomstronken als nestplaats gegeven waren. Deze stallen zijn voorzien van een verwarmingsinrichting, maar evenals alle tot nog toe genoemde ruimten niet op een constante temperatuur te brengen. De groote beteekenis welke aan de analyse der inwerkende factoren bij de soortvorming toekomt, deed het ons gewenscht schijnen, niet slechts genoeg te nemen met kwalitatieve onderscheiden als „warm” en „koud”, „vochtig” en „droog” enz. maar een zoo zuiver mogelijke beheersching en bepaalde combinatie van uitwendige factoren mogelijk te maken. Had, zooals we nog hooren zullen, het instituut reeds haar grootste successen behaald met de teelt en het veranderen der levende wezens als gevolg van hare verschillende inrichtingen, zoo was het nu zaak door het verkrijgen van eene kwantitatieve nauwkeurigheid het bewijs van de betrouwbaarheid der proeven te leveren, en de trapsgewijze correlatie van den uitwendigen factor met de veranderde eigenschap aan te toonen.

Ofschoon het ook voor de werkzaamheid van ons instituut aan proeven in deze richting niet ontbroken had, zoo scheen het mij toch, dat deze aan twee principiële fouten leden, die een herhaling ervan op grooteren schaal zouden beletten. In de eerste plaats gebruikten de vroegere experimentatoren meestal kleine bakken, en door het herhaalde openen daarvan was een streng onveranderd blijven van de uitwendige omstandigheden niet gewaarborgd. In de tweede plaats moesten zij zelf er voor zorgen, dat de omstandigheden steeds onveranderd bleven, en daardoor werd weer de opstelling van een groot materiaal bemoeilijkt. Beide fouten konden vermeden worden, wanneer voor de opstelling der

proevenreeksen groote ruimten met constant blijvende levensomstandigheden gemaakt konden worden, waarin de waarnemer binnen kon gaan, zonder dat door het openen der deuren een merkbare verandering ontstond. Van dit denkbeeld uitgaand, ging ik over tot den bouw van een stel kamers met constante temperaturen. De voorwaarden waaraan voldaan moest worden waren zeer moeilijk. Speciaal moest ook in de koude een goede belichting bewaard blijven, opdat niet direct de teelt van verschillend organismen als reptielen en insecten bemoeilijkt zou worden. Verder vereischte de trapsgewijze vergelijking van den uitwendigen factor met de veranderingen aan het levende dier een groot aantal kamers ter isolatie der temperaturen. Vooral de automatische temperatuurregulatie, die de onderzoekers vrij moest maken van de moeite en het tijdverlies van voortdurende controle, vereischte een nauwkeurige studie, voor dat zij naar wensch functioneerde. Onder advies van den helaas reeds overleden Prof. METER van de Weensche Technische Hoogeschool is het echter gelukt aan alle eischen te voldoen.

Om eene hooge lichtintensiteit, en in den winter ook direct zonlicht te verkrijgen, werden de temperatuurkamers in ruimten ondergebracht, die groote vensters op het Zuiden hebben. De sterke belichting was des te noodzakelijker, omdat de kamers zelf niet onmiddellijk aan de buitenvensters grenzen mochten, daar er anders te sterke uitstraling bij koude buiten, en te sterke werking der zon bij hitte buiten optreden zou. De kamers werden dus op zoodanige wijze in de ruimten gebouwd, dat ze nergens met een buitenmuur van het gebouw in aanraking komen. Het aantal der kamers moest er zich naar richten, hoeveel verschillende temperaturen voor onze biologische proeven in aanmerking kwamen. Dit moest weer bepaald worden door de grenstemperaturen, waar binnen de voor ons belangrijke organismen nog in het leven blijven en zich voortplanten kunnen, en door de temperatuurverschillen, die waarschijnlijk nog merkbare verschillen geven in hun opvloed op de eigenschappen der organismen. Als zulke nog duidelijk in hunne werking onderscheidbare temperatuurintervallen heb ik 5 graden Celsius genomen.

Zooals in het verloop der proeven bleek, was deze onderstelling praktisch juist. In de meeste gevallen zijn eerder grootere ver-

schillen van de inwerkende temperatuur noodig, om duidelijke afwijkingen bij de eigenschappen te verkrijgen. Ook zouden bij kleinere intervallen de bij langeren duur der proeven af en toe onvermijdelijke afwijkingen van de werkelijke vastheid der temperatuur belangrijke fouten met zich kunnen brengen. De temperatuurgrenzen, binnen welke de meeste dieren en planten zich bewegen en voortplanten, zijn aan den eenen kant door de coagulatie van het waterhoudend plasma (max. 45 graden), aan den anderen door het bevriezen van het water, dus 0° gegeven. Maar hoewel warmbloedige dieren ook bij 0° in het leven blijven, zoo gaan zij daarbij toch niet tot voortplanting over, en de nog niet homiotherme jongen zouden zulke lage temperaturen niet verdragen. Met weglating van 0° en 45° moest dus binnen het temperatuurinterval dat voor de biologie van belang is, op iedere 5° C. een eigen kamer ingericht worden. Er waren dus 8 kamers ontworpen van + 5° tot + 40°. Om ook de inwerking der grenstemperaturen, die voornamelijk bij onbewegelijken rusttoestand niet doodelijk behoeven te zijn, nog te kunnen bestudeeren, zijn voor het licht toegankelijke bakken voldoende, waar de waarnemer in kan zien, maar niet binnengaan. Bij de ruststadia vervalt toch de noodzakelijkheid van voedselverwisseling, isoleeren van jongen, physiologisch onderzoek van bewegingen enz. waardoor het herhaalde openen van een bak voorkomen en de fout van de daarmee verbonden temperatuuordaling vermeden wordt. We gebruiken voor de boven 40° liggende temperaturen een electrisch gereguleerden thermostaat, die tegen de 40° kamer aangeplaatst is, en voor de onder 5° liggende een koelapparaat, dat in de voorkamer van de koude kamers direct aan de koelmachine aangesloten is. Beide apparaten zijn ruim genoeg om naast de proefobjecten registreerinstrumenten op te nemen en de aflezing van de temperatuur aan den binnenkant van buitenaf door een glazen schijf mogelijk te maken. De 8 temperatuurkamers zijn in twee groepen ingedeeld. De eene groep met de lage graden 5°, 10°, 15° en 20° C. heeft voor het constanthouden der temperatuur een koelmachine noodig, en is ondergebracht in eene ruimte die zelf in den winter op 15° C. gehouden wordt en in den zomer door watercirculatie ook niet boven 20° C. komt. Als koelmachine werd ter vermindering van slechte lucht er een gekozen die met koolzuur werkt.

De groep der warme kamers 25°, 30°, 35° en 40° C. heeft geen koelmachine noodig en is ondergebracht in een constant op 25° C. gehouden ruimte. Om de bij direct invallend zonlicht gemakkelijk optredende oververwarming te vermijden, werd achteraf in de 25°-kamer een waterkoeler ingebouwd. De oververwarming van de buitenruimte van 25°, die geen waterkoeling bezit, is op andere wijze onmogelijk gemaakt. Bij het bereiken van die temperatuur wordt namelijk een ventilator in beweging gezet, die zoolang de te sterk verwarmde lucht door een bovenraam naar buiten voert en tegelijk uit de koelere aangrenzende deelen van het gebouw koude lucht door een deurjalouzie naar binnen zuigt, tot de gewenschte afkoeling weer verkregen is. Als warmtebron dient de stoom van eene centrale verwarming. De verwarming kan door cokes of gas geschieden. Door de indirecte werking van dezen gas-ketel is daarbij verontreiniging van de lucht in de laboratoria uitgesloten. Meestal geschiedt de verwarming door cokes in den winter overdag, door gas in den winter 's nachts en ononderbroken in het zomer-halfjaar, daar de laatste meer deugt voor het gebruik van geringe, de eerste voor het gebruik van grootere warmtehoeveelheden, en zij op winterdagen ook gebruikt werd voor de verwarming van het geheele instituut. Bovendien dient de dubbele verwarmings-mogelijkheid nog als reserve voor het geval van een defect aan een der ketels, terwijl reserve-electro-motoren en reserve-onderdeelen voor de koelmachine voorhanden zijn moesten om niet te hoeven bevreesd te zijn voor eene onderbreking van het werk. Zoo konden reparaties in enkele uren uitgevoerd, en gedurende een 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub>-jarigen looptijd een de proeven storende pauze vermeden worden.

De regeling van de constantheid van de temperatuur geschiede zooveel mogelijk automatisch. Elke vermeerdering toch van het ingrijpen in die regeling heeft twee nadeelen: eene onderbreking van de doorlopende werking, en eene extra belasting van de hulpkrachten, waarop bijzonder bij ons gelet moet worden, daar om financiële redenen geen speciale bediening voor deze inrichting aangesteld werd en dus met de twee beschikbare laboratorium-bedienden volstaan moest worden. Automatisch geschiedde de cokesaanvoer, de luchttoevoer in den cokesketel, en de gastoevoer naar behoefte van het gebruik, het openen en sluiten van de



ventilatoren in de „buitenruimte”, en vooral de werking van de in de temperatuurkamers ingebouwde temperatuur-regulatoren, welke voor verwarming en afkoeling zorgen moesten, verder nog op de zelfde wijze de waterkoeling in de 25°-kamer en de 20°-buitenruimte. Het werk van de bedienden beperkte zich tot het op warmte brengen van den cokesketel, het openen en sluiten van den gastoevoer, beide slechts eens per dag, voorts het werk van de koelmachine, dus in- en uitschakeling van den motor, smeren, bijvullen van het koolzuur enz, alles werk van enkele minuten, en eindelijk bij gelegenheid het nazien van een niet geheel bevredigend functioneerende regulator. Over de techniek van de regulator heb ik de details medegedeeld in het Zeitschrift für Biologische Technik und Methodik (Deel III Leipzig 1913 Blz. 165). Wie zich hiervoor, of voor de afmetingen der kamers of de adressen interesseert, kan het gewenschte daar vinden. Dank zij de vermelde maatregelen was waken van het personeel onnoodig. Eene bijzondere zekering was slechts noodig voor de vaak voorkomende onderbreking van den elektrischen stroom, die noodig is voor het drijven van den voor de afkoeling der koude kamers dienende zoutwateraanleg. Bij het ophouden van den stroom behoeft men wel is waar niet te vreezen voor onmiddellijke onderbreking van de constante temperaturen, daar tengevolge van de grootte der kamers geen zeer snelle temperatuurverandering optreedt, maar bij het weer aanvangen van den stroom kan licht de motor van de zoutwaterpomp, die stil is blijven staan, doorbranden en daardoor niet alleen de koeling langeren tijd uitblijven, maar ook het weder beginnen daarvan eerst na verwisseling van den motor mogelijk zijn. Een „Minimalspannungsausschalter”, die bij onderbreking van den stroom den motor automatisch uitschakelt, verhindert dit, en geeft tegelijk een signaal in de woning van den bediende, zoodat de storing verholpen worden kan. Deze inrichting zou overbodig zijn bij motoren, die na een korte onderbreking van den stroom weer zonder moeite aanloopen; het komt hierbij voornamelijk aan op de soort van den elektrischen stroom. Wij beschikken in het Prater slechts over één-phase-wisselstroom.

Ook de registreering der in de kamers en de twee buitenruimten werkelijk verkregen temperatuur geschiedde ononderbroken en met zoo gering mogelijk gebruik van arbeidstijd. Hiertoe dienden ther-

mographen, die curven teekenden, en slechts eens in de week opgewonden en van nieuw papier voorzien moesten worden. Naast elk van die apparaten werd een hygrograaph met soortgelijke werking opgesteld. Het bleek nu, dat de warmtegraden tot op een halven graad nauwkeurig gehouden werden, dat echter de vochtigheid ondanks de gemeenschappelijke buitenruimten voor de verschillende kamers zeer ongelijk was. Hoe hoger de kamer-temperatuur, des te lager zakte de vochtigheid. Om deze uitdrogende werking van de verwarming te verminderen, werden in de warme kamers bakken met water en asbestoppervlakken gebracht, die een vergrooting van de verdampende vlakken veroorzaakten. Op deze wijze is wel een toenadering tot de vochtigheidsgraad van de koude kamers, maar toch noch gelijkheid, noch constantheid over langeren tijd bereikbaar geweest. Vermindering van de vochtigheid in de koudste kamers lukte in het geheel niet. Er moesten afzetruimten voor de toestroomende afgekoelde lucht voorhanden zijn, waarop ik helaas niet tijdig opmerkzaam gemaakt werd; in de later opgerichte Amerikaansche instituten moet dit gebrek vermeden zijn. Om toch bij het gebruik der kamers geen fout te maken door de verschillende vochtigheid, geschiedde het volgende:

In de buitenruimten van de warme kamers werden groote uit glas en ijzer geconstrueerde bakken (z.g. terrariën van KAMMERER) opgesteld, die door vulling met water op een bijna volkomen verzadiging met waterdamp gebracht konden worden. Deze terrariën, die de temperatuur van 25° van de buitenruimten hadden, hadden dus een aanzienlijk hoogere vochtigheid (tot 50% verschil) dan de 25°-kamer. Worden nu bij een proef desondanks in de 25°-kamer en hare buitenruimte dezelfde resultaten verkregen, dan kan de verschillende vochtigheidsgraad bij de bedoelde eigenschap geen rol gespeeld hebben. Daaruit kan men dan ook voor een onderscheid in de resultaten in de kamers met verschillende temperatuur met groote waarschijnlijkheid eene verantwoordelijkheid van de verschillende vochtigheidsgraad uitsluiten. Nog meer worden wij tot die conclusie gedwongen, wanneer de bedoelde eigenschap in de op elkaar volgende temperatuurkamers een gradueele verandering aanwijst, ofschoon verschillende van deze kamers dezelfde vochtigheid, andere weer sterk afwijkende vertoond hadden. Eene analoge beschouwing veroorlooft ons af te zien van het opzettelijk

constant houden van andere uitwendige factoren. Van deze werd slechts op de belichting gelet. Het was helaas niet meer mogelijk, de bedoelde proeven met varieerende lichtkleuren te doen, voor de wereldoorlog het verdere functioneeren der kamers onmogelijk maakte. Met het oog op de kleurinwerking had ik de vensters der kamers van losse glazen laten voorzien, die door verschillend gekleurd monochromatisch glas konden worden vervangen. Bij de onmogelijkheid de kosten daarvan te betalen, hebben wij onze kleurproeven verder met primitieve middelen, als met gekleurde stoffen omhulde bakken en dubbelwandige, met gekleurde vloeistoffen gevulde, z.g. klokken van SENNEBIER moeten doen. Zoo was het tot nogtoe ook niet mogelijk, constante temperaturen met varieerende belichting te combineeren, daar direct bij het begin van den oorlog tengevolge van het onder de wapenen roepen der bedienden de koude-installatie, en kort daarop tengevolge van brandstofgebrek ook de warmte-installatie stopgezet moest worden. Om dezelfde reden bleef de uitvoering van het denkbeeld achterwege, de kamers niet alleen voor onderzoekingen over den invloed van verschillende constante temperaturen te gebruiken, maar ook van inconstante, maar bepaalde, warmte-inwerking. Ons laatste doel zou de nabootsing van het klimaat der biogeographische zones en woonplaatsen en het herleiden van de verschillen tusschen de eigenschappen hunner bewoners op de in het experiment beheerschte uitwendige factoren zijn. Daarbij zou dan natuurlijk naast het warmteklimaat ook dat van de vochtigheid, het licht enz. behandeld moeten worden. De groote beteekenis, die het gebruik van verschillend intensief en verschillend gekleurd licht niet alleen voor de groene planten, maar ook voor de dieren, voornamelijk in verband met hun kleuring, heeft, maken een voortdurende registrering der belichting gewenscht. Met het uitwerken van doeltreffende methoden en apparaten zijn wij thans bezig (hierover zal iets door mij medegedeeld worden in het door ABDERHALDEN uitgegeven Handbuch der Biologische Arbeitsmethoden, dat op het punt van uitkomen staat, onder den titel „Das lebende Material für biologische Versuche; Haltung unter künstlichen Bedingungen”).

Daar de bovenstaande beschrijving van de tegenwoordige inrichtingen en werkmethode van het biologisch proefstation slechts dienen moest om de verder te bespreken resultaten begrijpelijk

te maken uit de omstandigheden waaronder gewerkt werd, zou de beschrijving van in de toekomst te gebruiken apparaten geen doel hebben. Daarentegen zij er nog op gewezen dat wij door het gebruik van fotografisch papier, dat in glazen buisjes in het lichaam der dieren gebracht was, de daar heerschende lichtintensiteit konden vaststellen, en door gebruik van slechts voor ultraviolette stralen gevoelig papier van SCHALL het gehalte aan zulke stralen van verschillend gekleurde omgevingen konden onderzoeken. Ik zal nu overgaan tot de beschrijving, hoe eenige problemen, die tot nogtoe vrij groote moeilijkheid voor de biologie gegeven hadden, door de stelselmatige werkzaamheid van het instituut tot dicht bij hunne opheldering gebracht konden worden.

### III.

#### A. Het probleem der regeneratie.

De leer der regeneratie stond in het begin van deze eeuw geheel in den ban van de voorstellingen van WEISMANN. Deze waren uit de toepassing van het selectie-schema op het ontstaan van het regeneratievermogen ontsproten, en onderstelden, dat de dieren oorspronkelijk niet of slechts in geringen mate in staat waren, verloren deelen opnieuw te vormen. Bij eenige diersoorten zou dan toevallig in den loop hunner phylogenese bij enkele individuen een reserve-aanleg opgetreden zijn, die het den dragers daarvan mogelijk maakte, na verlies van een bepaald lichaamsdeel den strijd om het bestaan verder met goed gevolg te doorstaan, en hunne nakomelingen dien gunstigen aanleg over te geven, terwijl minder goed toegeruste kinderloos te gronde gingen. Om dit op directe wijze onbewijsbare denkbeeld geloofwaardig te maken wezen WEISMANN en zijne aanhangers op den samenhang, die bestaan zou tusschen de waarschijnlijkheid van verlies en goede regeneratie. Die diersoorten, die in schuilhoeken leefden en weinig blootgesteld waren geweest aan het verlies hunner ledematen, zouden natuurlijk geen gelegenheid gehad hebben een hoog regeneratievermogen in dezen zin te verkrijgen, en dus nu nog slechte regeneratoren zijn. Het zelfde zou gelden voor inwendige organen, wier verlies of niet zou kunnen voorkomen, of met den dood van

den verliezer zou moeten eindigen. Van het zelfde standpunt zouden ook rudimentaire, voor het leven onbelangrijke, aanhangsels niet tot regeneratie in staat zijn.

WEISMANN en zijne leerlingen hadden beproefd, deze stellingen door voorbeelden uit waarnemingen en experimenten te bewijzen. Nu hadden MORGAN en zijne medewerkers in Amerika daarentegen gevonden, dat het vermogen tot regeneratie van rudimentaire organen niet geringer was dan dat van niet-rudimentaire organen van hetzelfde dier, en hebben verder ook bij de diergroepen, die volgens WEISMANN door het ontbreken van regeneratie gekenmerkt waren, geen ontbreken van dit vermogen kunnen vinden. Echter had het verschil in de plaats waar de proeven gedaan werden ten gevolge, dat de Amerikanen niet dezelfde diersoorten gebruiken als WEISMANN, waardoor deze toch nog aan het negatieve resultaat van zijne proeven de gewenschte beteekenis kon hechten. Het behoorde dus tot de eerste taak, die het biologische proefstation zich stelde, diersoort na diersoort en orgaan na orgaan, WEISMANN's beweringen aan de door hem zelf gebruikte species te controleeren, en steeds weer zoodra een nieuw voorbeeld opdook, ook dit experimenteel te onderzoeken. Bij deze onderzoeken werd er op gelet of regeneratie onder normale omstandigheden optrad, of het lukte door verandering der omstandigheden na het uitblijven der regeneratie deze toch nog te verkrijgen, en eindelijk waarom de vroegere waarnemers volkomen negatieve resultaten verkregen hadden.

Geen enkel van de door WEISMANN aangevoerde voorbeelden hield stand tegenover dit critisch onderzoek. Wel bleef de regeneratie vaak uit, wanneer onder gewone omstandigheden gewerkt werd, maar steeds bleek het, dat, als men slechts zekere voorzorgsmaatregelen nam, regeneratie toch verkregen kon worden, zoodat het uitblijven daarvan niet op den aanleg van de diersoort berustte. Die voorzorgsmaatregelen waren: verhinderen van infectie van de gemaakte wond, toevoer van voldoende warmte en gebruik van niet te oude exemplaren. Asepsis en antisepsis bij de operatie en eenigen tijd daarna, tot de wond definitief gesloten was, het opstellen van de kooien in warme kamers, en teelt van de te onderzoeken soorten van jongs af aan om den gewenschten leeftijd met zekerheid te krijgen, waren de eenvoudige middelen hiertoe.

Twee voorbeelden mogen dienen om dit duidelijk te maken. Volgens WEISMANN's opvatting moest de vogelsnavel slechts bij die soorten regenereren, die als gevolg van hunne bijzondere levenswijze licht blootgesteld waren aan het verlies daarvan, dus bij hoenders, waarvan de mannetjes in het gevecht hun snavel gebruiken, en bij klimvogels, die hem gebruiken bij het bewerken van harde voorwerpen. Inderdaad had men regeneratie van den snavel van den haan na hanengevechten op het eiland Bourbon vaak waargenomen, en zijn er ook eenige gevallen van geregeneerde snavels bij spechten en papegaaien bekend. Daarentegen zag WEISMANN's leerling HÜBNER dat bij een oude gans de toevallig afgebroken bovensnavel niet meer aangroeide, wat goed bij het feit scheen te passen, dat een verlies van den snavel bij de op weilanden of in water rondtrekkende eenden wel niet vaak voorkomen zal. Ik opereerde onder gebruik van gereinigde instrumenten en van ijzerchloridwatten voor bloedstilling jonge eenden en ganzen. De waarneming werd opgedragen aan E. J. WERBER, het histologisch onderzoek aan W. GOLDSCHMIDT. Bij al deze zwemvogels werd snavelregeneratie waargenomen, en het geval van HÜBNER daarmee door den hoogen leeftijd van de gans verklaard. Wegens zijne speciale geschiktheid heeft de eendensnavel ook nog voor een onderzoeker buiten het instituut tot onderzoekingen over regeneratie gediend (A. HERLITZKA). Het tweede voorbeeld ontleen ik aan de door WEISMANN met bijzondere voorliefde gebruikte amphibiën. Terwijl de meeste van onze Urodelen afgesneden of afgetrokken extremiteten gemakkelijk weer herstellen, zouden er hierop bepaalde uitzonderingen bestaan, die vaak nauw verwante dieren in betrekking tot deze eigenschap zouden scheiden. O. a. zouden de in holen levende soorten de regeneratie verloren hebben, aangezien zij daar aan weinig vervolgingen blootgesteld, en dus niet in staat geweest zouden zijn de reserve aanleg door selectie te verkrijgen. Zoo zou de groote salamander *Proteus anguineus* zelden en veel slechter de overigens als rudimentair te beschouwen pootjes regenereren, dan de boven den grond levende salamanders. Op mijne aansporing begon nu KAMMERER een vergelijkend onderzoek van de regeneratie-snelheid bij de voor ons verkrijgbare salamandersoorten op verschillenden leeftijd, bij opstelling in dezelfde kamer, dus bij gelijke temperatuur.

Onder deze omstandigheden regenereerde de grottensalamander sneller dan de overige salamanders, wanneer door voldoende asepsis wondinfectie voorkomen was. Langzamer geschiedde echter de regeneratie bij die salamanders, die ter controle gebleven waren in onzen put, waarin de levensomstandigheden der grotten nagebootst werden. Koude is hier dus de oorzaak der verlangzaming. Het van tijd tot tijd voorkomende uitblijven van regeneratie bij holendieren heeft dus een andere oorzaak dan WEISMANN vermoedde.

De weerlegging van zijne theorie kon echter ook van andere zijde beproefd worden. Er zijn ledematen, die bij bepaalde diersoorten zeer gemakkelijk losscheuren, dus een hooge waarschijnlijkheid tot verlies hebben. Zulk een „autotomie” zou volgens WEISMANN steeds begeleid moeten zijn van bijzonder goede regeneratie, dit kon hij dan ook door verwijzing naar de pooten van kreeften en wandelende takken staven. Nu is er echter ook een andere groep sprinkhanen, namelijk die der springende of *Saltatoria*, bij welke de beide voorste beenparen geen, de achterste buitengewoon scherpe autotomie bezitten. We zouden dus bij de laatste gemakkelijk, bij de eerste moeilijk regeneratie moeten kunnen krijgen. Dit is echter juist omgekeerd. Terwijl de voor- en middenpooten zonder meer regenereren, was het tot nogtoe niet gelukt, experimenteel springpooten tot regeneratie te brengen, hoewel de ongelijke grootte der achterpooten bij eenige in de vrije natuur gevonden exemplaren, de mogelijkheid ervan scheen toe te laten. Ik deed nu F. MEGUSAR (die sindsdien als offer van den wereldoorlog gevallen is) het denkbeeld aan de hand, te onderzoeken of niet de bijzondere anatomische hoedanigheid van het springbeen, dat een knodsvormige verdikking van het femur bezit, schuld is aan de moeilijkheid der regeneratie. Hij bewees inderdaad, dat na verwijdering van de aan de plaats der autotomie gelegen vernauwing, door bij jonge larven ook de geledingen proximaal van de autotomieplaats te verwijderen, de regeneratie weer optrad.

Op de verwerping van de regeneratietheorie van WEISMANN, die als afdoend beschouwd kan worden, volgde de taak in hare plaats eene andere opvatting te laten treden. Het doen verdwijnen van de uitzonderingen op de regeneratie, en het herleiden daarvan tot ouderdom en uitwendige omstandigheden, wees mij den weg waarop een experimenteel gegroundveste regeneratieleer schrijden moest.

In volkomen tegenstelling tot WEISMANN beschouwen wij de regeneratie als een oorspronkelijk algemeene eigenschap der levende wezens, die eerst bij ouderdom of tengevolge van bijzondere uitwendige of inwendige omstandigheden verdwijnt. Eene uitbreiding van de regeneratieproeven op zooveel mogelijk diergroepen, ook op die welke WEISMANN niet onderzocht had, toonde het langzamerhand verdwijnen van deze eigenschap aan bij het toenemen van de ontwikkelingshoogte. Als voorbeeld is wederom de grotten-salamander te gebruiken, die tengevolge van zijne lagere organisatie juist vlugger regenereert dan onze overige hooger staande Urodelen, die weer de staartlooze amphibia overtreffen. Niet een later verworven reserve-aanleg, maar juist het optreden van groeibelemmende omstandigheden bepalen de verschillen in regeneratievermogen. Ook inwendige organen regenereren: Zoo bewees MUFTIC de regeneratie der salamanderlongen, en JANDA kreeg zelfs regeneratie bij de kiemcellen, die volgens WEISMANN onmogelijk hersteld konden worden, bij den zoetwaterworm *Criodrilus* (door TIRALA in het 2e Zoölogische universiteitsinstituut bevestigd), waarbij aan de weer aangroeiende segmenten hermaphroditische organen voorkwamen.

Op zeer bevredigende wijze werden deze in de zoölogische afdeeling van ons instituut verkregen resultaten door Prof. W. FIGDOR aan botanische objecten bevestigd. Hij kon bewijzen dat regeneratie bij plantenbladen slechts daar voorkomt, waar de groei normaler wijze optreedt. Gaat deze van de basis uit, dan zal na splijting van een blad regeneratie slechts van de basis uit elke spleethelft trachten aan te vullen (b.v. *Monophyllaceen*). Gaat omgekeerd de groei van den top uit, dan wordt de gespleten top volkomen verdubbeld (b.v. varens).

Wanneer nu regeneratie nauw verbonden is met den normalen groei, dan kan men vragen, waarin ze zich van dezen onderscheidt. Zal het aangroeiende deel niet voorgoed achterblijven bij de voortgroeijende overige deelen van het organisme, dan moet de regeneratie-groei versneld zijn ten opzichte van de primaire. Nu groeien inderdaad vroeg genoeg verwijderde aanhangsels, voor zoover ze tot regeneerende soorten behooren, tot volle grootte uit: de regeneratie is dus een versnelling van den normalen groei. Dezelfde opvatting heb ik op kristallen toegepast en tot



bewijs proeven in de bovengemelde met damp verzadigten en van temperatuur constanten put gedaan. Het kristal groeit verschillend snel in verschillende richtingen, waardoor in een verdunde oplossing bij verwijdering van een hoek deze langzamerhand weer hersteld wordt. Het was echter de vraag, of dit ook in een voor verdampen beschermde oplossing plaats zou vinden, waarbij geen toename van substantie plaats vinden kon.

Mijne met aluin uitgevoerde proeven gaven regeneratie, ook onder deze omstandigheden, en pleiten ervoor, dat regeneratie een versnelling van den hoekgroei ten koste van andere groeiplaatsen, b.v. ook van de overige onbeschadigde hoeken, veroorzaakte. Overigens heeft men herhaaldelijk de relatief sterkere toename van kristallen na beschadiging beschreven, ja zelfs toegepast voor een patent tot het maken van grootere kristallen. De mogelijkheid, mij gelijktijdig bezig te houden met proeven op levende wezens en kristallen, heeft mij opmerkzaam gemaakt op vele andere analogiën, als de omvormbaarheid „Morphallaxis” die bij dieren zooveel opzien verwekt, maar bij de kristallen even goed is aan te toonen. Wanneer levende wezens zonder voedselopname, kristallen zonder gewichtstoename, de beschadigde vorm weer kunnen herstellen, dan moet men aannemen dat een zoodanige correlatie tusschen de groeisnelheid der deelen bestaat, dat daarbij de voor regeneratie benoodigde massa aan een andere plaats bespaard of ingeteerd wordt. Deze inteering is bij de voor verdamping beschermde kristallen direct zichtbaar, en bij hongerende dieren door afname van het lichaamsgewicht aan te toonen. Door een destijds in het station te Napels aan kreeften met asymetrie der scharen gedane ontdekking was ik in het bezit gekomen van een bijzonder duidelijk voorbeeld van zulk een correlatie. Na autotomie van de aan een der beide zijden van het lichaam staande grootere „kraakschaar”, was de schaar van den anderen kant tot zulk een schaar uitgegroeid, terwijl de regeneereende schaar het slechts tot het type van de kleinere „knijschaar” bracht. Later heb ik materiaal van alle verkrijgbare kreeften met ongelijke scharen uit de stations van Triëst, Roscoff en Napels meegebracht, waaraan ik de omkeerproeven wilde herhalen. Daarbij bleek, dat niet steeds zoo'n schaarverruiling plaats vond, maar dat zij van de species en nog meer van de grootte of den ouderdom van het gebruikte exemplaar afhangt. Hoe kleiner

de kreeft is, des te gemakkelijker treedt de ruil op. Grootere individuen regenereren direct op de plaats van de groote weer een „kraakschaar”. Bij de andere exemplaren is de normale groei van de knijpschaar te langzaam, om voor de volgende vervelling eene verandering tot kraakschaar toe te laten. Bij jongere daarentegen is het tempo snel genoeg. De versnelde groei van het regeneraat tot grootere schaar heeft in de eerste gevallen gelegenheid de andere zijde in graad van ontwikkeling te overvleugelen, maar niet in het laatste geval. De ontwikkelingsprocessen komen tot relatieven stilstand, zoodra de voor de soort karakteristieke ongelijkheid weer tot stand gekomen is, de kraakschaar moge daar bij staan aan welken kant hij wil.

Het is mij gelukt deze evenwichtsverhoudingen in kwantitatieve formules uit te drukken en daarop een kwantitatieve theorie der regeneratie te gronden. Deze theorie vond steun in de kwantitatieve bepaling van het regeneratieverloop bij de pooten van den Egyptischen bid-sprinkhaan *Sphodromantis bioculata*. De meting van streng homologe deelen aan normale en regenererende pooten van de zelfde exemplaren gedurende alle vervellingen, van het komen uit het ei tot aan het imago, liet duidelijk de aanvankelijk groote, dan steeds meer afnemende versnelling van het regeneraat zien, dat bij bereiken van de grootte van de normale andere zijde met gelijke snelheid als dit verder groeide. Het uitwerken van mijne vroegere proeven met kreeften en krabben, en het raadplegen van alle tot nog toe in de litteratuur gepubliceerde regeneratie curven, bevestigden het verwachte resultaat van dit verloop, dat met het bereiken van een evenwichtstoestand bij vlakken van verschillende potentiaal, b.v. het uitstroomen van warmte in eene koudere ruimte, overeenkomt. De overeenstemming van de waarden, die zonder bepaalde keuze uit de protocollen van andere onderzoekers genomen werden, met die van mijn eigen proeven, is wel het beste bewijs voor de juistheid van de gegevens en interpretatie. Zooals wij een des te hooger potentiaalverschil krijgen, hoe hooger naar de bron toe we het water in een rivierennet afdammen, des te meer doen we het potentiaalverschil van den groeienden vorm toenemen, hoe dichter bij het levengevende lichaam wij de aanhangsels afsnijden. Daarmee is de interpretatie en de mathematische samenvatting van het vaak waargenomen verschijnsel mogelijk gemaakt,

dat regeneratie sneller plaats vindt na verlies van grootere deelen, dan na dat van kleinere. Voor het feit dat in het lichaam toevoerende stoffen, en niet door deelen op elkaar uitgeoefende „prikkel”, bij de regeneratie werkzaam zijn, kan men ook aanhalen de door KURZ waargenomen voetvorming uit kniestukken, die bij Tritonen op andere plaatsen van het lichaam geïmplanteerd werden. In onze botanische afdeling door L. VON PORTHEIM uitgevoerde, maar grootendeels nog niet gepubliceerde, onderzoekingen aan wilgen en boonen pleiten er ook voor, dat regeneratie bij planten niet op prikkels, maar op evenwichtverschuivingen van bepaalde stoffen berusten.

In den laatsten tijd heeft JACQUES LOEB in het Rockefeller-instituut te New-York verschillende verhandelingen gepubliceerd over de door plantenstekken geproduceerde hoeveelheid nieuwgevormde stof, waarbij hij eveneens den nadruk legt op de kwantitatieve natuur van de regeneratie, en geheel in gelijken zin als boven uiteengezet werd, prikkelwerking verwerpt en de oorzaak zoekt in evenwichtsstoring. Het eenige overigens onbelangrijke verschil tusschen ons beiden bestaat in zijne aanname van een osmotische storing, terwijl ik meer in het algemeen van verandering van den oppervlakte-druk en van de stoffen gesproken had. Deze zeer verblijdende overeenstemming met een zoo bekwamen onderzoeker doet hopen, dat van nu af aan de kwantitatieve groeitheorie der regeneratie algemeen baanbreken, en de verouderde vroegere voorstellingen verdringen zal.

#### B. Het probleem van den organischen groei.

Waar de experimenten over het regeneratieprobleem ons op den normalen groei, niet op selectie brengen, daar zullen we slechts dan dieper inzicht in het herstel der verloren deelen kunnen verwachten, indien we den oorspronkelijken groei dier deelen leeren begrijpen. Als we in de regeneratie versnelden groei en automatisch herstel van het verstoorde evenwicht terugvinden konden, dan behoort daarbij de studie van het normale verloop van de toeneming der grootte tijdens den groei. Zulke onderzoekingen nu bestonden er reeds van de hand van vroegere waarnemers, maar aan den eenen kant hadden ze meestal betrekking op objecten die

niet geschikt waren voor regeneratieproeven, als b. v. de zoogdieren, en aan den anderen kant werden de stadia meestal zonder keuze gebruikt, waarbij men geen onderscheid maakte tusschen groei en differentiëring, en gaf men de toename van het gewicht of van de lengte naar den leeftijd aan.

Deze methode scheen mij weinig geschikt om de wetten van den organischen groei te ontdekken, in het bijzonder toen J. LOEB, W. OSTWALD en B. ROBERTSON op de zeer ongelijke snelheid wezen, waarmee de organismen, evenals chemische autokatalysen, de massa der gevormde stof vermeerderen. Het S-vormige verloop van dergelijke autokatalitische curven beteekent immers, dat aanvankelijk weinig, later meer en ten slotte weer minder van het reactie-product gevormd wordt, maar geeft ons geen opheldering over het gebruik van deze ons chemisch tot nogtoe onbekende stoffen voor het opbouwen van den vorm der levende wezens. Dat deze opbouw afhankelijk zijn moet van voedseltoevoer is duidelijk. Voedselgebrek remt gewichtstoename, en wij kunnen ongelijkvormigheid in op elkaar volgende tijden van den groei door ongelijkvormige voedsel-toevoer, evenals door afwisselende verhooging en verlaging van de verdamping bij kristallen te voorschijn roepen, zonder dat daaraan beteekenis toekomt voor de natuurlijke groeicurven. Voor de vergrooting van den vorm zou het misschien eveneens onverschillig kunnen zijn, of zij tengevolge van inwendige chemische processen aan het begin en het einde van een autokatalitischen cyclus langzamer, of in het midden snel toenam, zoodra slechts genoeg materiaal tot het bereiken van het volgende stadium toegevoerd werd. Zoo scheen mij niet de gebruikte tijd, maar wel de van het eene tot het andere stadium noodige massa-toename als het wezenlijke van den groei. Eene vergelijking van op elkaar volgende stadia moet dus niet naar gelijke tijdsintervallen, maar naar gelijke ontwikkelingstrappen geschieden.

Zulke ontwikkelingstrappen mogen echter slechts dan met elkan- der vergeleken worden, als alle deelen ervan homoloog zijn, en er dus geen wezenlijk onderscheid in de differentiatie optreedt, als b. v. bij de metamorphose der insecten met volkomen gedaanteverwisseling. Geschikte objecten zijn echter de insecten met onvolkomen gedaantewisseling, daar de periodieke vervellingen

der larven van het ei tot het imago niets principieels aan hun uitwendigen vorm veranderen. Bijzonder gunstig bleek de meergemelde bid-sprinkhaan (*Sphodromantis*), dien ik eerst uit de Soedan ingevoerd had, en die dan jaren lang op het instituut verder gekweekt werd. Bij een groot aantal van hen werden door MEGUSAR het gewicht van vervelling tot vervelling, en verder de afgeworpen huidjes gewogen, en bij dezelfde exemplaren werd de lengte van het halsschild aan dier en huid gemeten. Reeds bij de eerste beschouwing der getallen-reeksen viel het ons op, dat het gewicht der dieren zich bijna steeds van eene vervelling tot de volgende verdubbeld had. Hetzelfde vertoonden de afgeworpen huidjes. Daar natuurlijk ook de dagen der vervellingen genoteerd waren, konden wij ook de toename in den tijd afbeelden, en de curven bevestigden het S-vormig verloop, zooals het karakteristiek is voor autokatalyse. Deze heeft dus geen beteekenis voor de stadia. Het weegen, in het bijzonder van de zoo lichte objecten als huidjes en de jongste stadia van *Sphodromantis* en andere insecten zijn, vordert veel moeite en tijd, vooral wanneer de dieren direct na iedere vervelling gewogen worden, wat het voordeel van grootere nauwkeurigheid heeft, daar zij dan nog geen voedsel opgenomen en dus nog een leegen darm hebben. Gemakkelijker is de lengte meting, speciaal bij de huidjes. In dat geval behoeft men ook niet direct te meten, want na de afmetingen blijven bij geschikte bewaring practisch jarenlang onveranderd.

Het was dus voor de latere vergelijking van belang, de verhouding van lengte tot gewichtstoename bij de stadia van *Sphodromantis* vast te stellen. Bij de bijna zuiver proportioneele gelijkheid, die de naast elkaar liggende huidjes van een bid-sprinkhaan vertoonen, verwachtte ik, dat de toename van de lengte overeen zou komen met de derdemachtswortel van de toename van het gewicht, daar iedere lineaire afmeting van een in vorm gelijkblijvend, maar zich vergrootend lichaam in deze verhouding staan moet tot de massa, en dus bij gelijkblijvende chemische samenstelling ook tot het gewicht. De reeks gaf als lengtetoe name van het halsschild van vervelling tot vervelling de verhouding 1,29 wat met  $\sqrt[3]{2} = 1,26$  als eerste benadering goed overeenstemde. Latere metingen aan pooten van *Sphodromantis* gaven een veel nauwkeuriger overeenstemming.

Door deze resultaten ontstond de mogelijkheid, zonder opnieuw te wegen bij insecten met onvolkomen gedaanteverwisseling en ook bij kreeften met dergelijke vervellingen uit de lengtetoe name van huidje tot huidje hun gewichtstoe name en, daar de dieren zich op gelijke wijze als de huiden vergrooten, ook het gewicht der dieren zelf van stadium tot stadium te berekenen. Een voorwaarde is hierbij, dat de evenredigheid in den groei bewaard blijft. Het is gebleken, dat ook de verschillende andere soorten van bid-sprinkhanen en overige sprinkhanen, benevens vele krekelsorten, die ik zelf onderzocht heb, aan de wet van een lengtetoe name van het halsschild van omstreeks 1,26 en dus een gewichtsverdobbeling van vervelling tot vervelling gehoorzamen. Daarmede komen de opgaven van vroegere auteurs overeen, dat bij bid-sprinkhanen, *Squillidae* en *Ostracoden* van vervelling tot vervelling een toename van  $\frac{1}{4}$  plaats vindt (z.g. regel van BROOKE). Want als quotient uitgedrukt geeft dit 1,25, wat natuurlijk bij de niet zeer nauwkeurige meting niet van 1,26 te onderscheiden was. Door het nalaten van wegingen konden deze auteurs echter niet op de betrekking van lengte- en gewichtstoe name komen, en daardoor bleef de beteekenis van dit getal voor hen verborgen.

Maar waarom verdubbelt het gewicht juist van vervelling tot vervelling? Het lichaam van elk dier bestaat uit cellen. Bij de proportioneele vergroo ting moeten wij ons het alternatief voor oogen houden: of er moet bij het volgende stadium vergroo ting der cellen plaats vinden, of een vermeerdering van de even groot gebleven cellen. Daar het laatste herhaaldelijk gevonden is (DRIESCH' wet van de „fixe Zellgrösse”), was de eenvoudigste oplossing van de vraag de onderstelling, dat elke lichaamcel (resp. van de huid) na groei tot dubbele grootte zich éénmaal deelt, waarna de vervelling optreedt. Tot staving van deze onderstelling kon ik er op wijzen, dat de celgrootte van het epithelium van vervelling tot vervelling constant blijft, en dus inderdaad de verdobbeling van de huid op deeling van elke epithelcel berust. Dit onderzoek werd door HENRIJK SZTERN (uit Warschau) met groot geduld door alle stadia en vele tusschenstadia uitgevoerd. Minder eenvoudig was de analoge bewerking van de andere celweefsels. Het schijnt, dat bij zenuwen geen celvermeerdering en geen vergroo ting plaats vindt, die aan die wet gehoorzaamt, maar door compensatie met

andere weefsels de verdubbeling der massa plaats vindt. Het is helaas niet gelukt, deelingsfiguren bij de verschillende weefselcellen te vinden, zoodat het nog onuitgemaakt blijven moet, in welke tijdsbetrekking de verdubbeling der cellen tot de vervelling staat. Zooveel is zeker, dat die deelingen niet ver van iedere vervelling plaats vinden moeten, anders toch zou men op de onderzochte tusschenstadia gedeelde, dus tweemaal zoo kleine cellen hebben moeten vinden, wat nooit het geval was. Aan deze kwestie zullen wij nog meer moeite besteden, want zij is ook in anderen samenhang van belang, zooals we spoedig zullen zien bij de bespreking van de kleuraanpassing der rupsen. Op de insecten met volkomen gedaanteverwisseling en op vervellende werveldieren kan de besproken vervellingswet niet zonder meer toegepast worden, bij de eersten zijn verschillende stadia in een samengetrokken, zoodat de gewichtstoename hoogere machten van twee en de lengte-toename hoogere machten van 1,26 zijn. Bij amphibien en slangen viel volgens verwachting een aanzienlijk geringer gewichtsquotiënt te constateeren, want hier worden immers niet, als bij de Arthropoden, alle deelen van het lichaam van vervelling tot vervelling verwisseld, maar veel vaste bestanddeelen in het lichaam blijven en volgen niet de wet der deeling. Daarentegen kon ik de betrekking tusschen gewicht en lengte, die ik bij de bidsprinkhanen het eerst gevonden had, in bijna alle diergroepen tot den mensch toe terugvinden, bij wien overigens tegelijkertijd Prof. PIRQUET, de bekende Weensche kinderarts, deze wet „Gelidusi” genoemd (d. i. „Gewicht linear durch Sitzhöhe”) en ter bepaling van den normalen groei gebruikt had.

### C. Het probleem der kleuraanpassing.

Heeft het probleem van den groei van een zuiver chemische opvatting tot een meer physiologische geleid, de problemen der kleuraanpassing hebben den omgekeerden weg gevolgd. Het eerst heeft KAMMERER de kleuraanpassing bij den vuursalamander *Salamandra maculosa* onderzocht, die hem reeds voor de nog te bespreken voortplantingsproeven gediend had, en hem dus goed bekend was. Toevallige waarnemingen in de vrije natuur brachten hem op het denkbeeld, de inwerking van gele en zwarte aarde op de uitbrei-

ding der gele vlekken teekening te onderzoeken. Toen die experimenten naar verwachting eene toename van de gele vlekken op gelen en eene afname op zwarten grond gaven, werd daarop door hem de complexe inwerking van de aarde in hare werkzame componenten ontleed.

Het gebruik van geel en zwart papier ter bekleeding van bakken en het gebruik van verschillende vochtigheidsgraden gaven niet alleen een soortgelijke uitwerking als de overeenkomstige kleuren en vochtigheid van de aarde, maar maakte het bovendien mogelijk aan elk van deze uitwendige factoren een bepaalde werking toe te schrijven, waarbij gele ondergrond eene vergrooing, grootere vochtigheid van de gele aarde echter eene vermeerdering van het aantal gele vlekken bleek te veroorzaken.

Deze resultaten van KAMMERER zijn vaak betwijfeld, waarbij echter dikwijls de wensch van den tegenstander een rol gespeeld heeft, zijne latere mededeelingen over de erfelijkheid van deze verworven eigenschappen ongeloofwaardig te maken. Daarbij kwam, dat herhaling van de proeven met de door KAMMERER gebruikte eenjarige volkomen salamanders verschillende jaren vereischt zou hebben, waarvoor alle onderzoekers teruggeschrikt zijn. Ter vergemakkelijking van de herhaling door een sneller resultaat stelde ik voor, reeds de larven aan belichting met verschillende kleuren bloot te stellen, en de glazen bakken van buiten met gekleurd papier te beplakken, om elke inwerking van een andere dan de lichtfactor uit te schakelen. Inderdaad gelukte het SECEROV, VON FRISCH en mijzelf de inwerking der gele en zwarte omgeving op de zich ontwikkelende salamanders in den loop van enkele maanden aan te toonen. Belangrijk is de bevestiging door HERBST in Heidelberg, die de proeven echter anders wil verklaren. Een nog meer overtuigende inrichting van zijn proeven heeft KAMMERER voor korten tijd verkregen door gebruik te maken van doervallend licht bij zulke larven. Wanneer de aan het moederlichaam ontnomen larven onder klokken van SENNEBIER gebracht werden, die deels met geel en deels met blauw gekleurde vloeistoffen gevuld waren, dan konden de proefdieren reeds voor de metamorfose duidelijk in gele en minder gele onderscheiden worden, en direct na de metamorfose vertoonden de „gele dieren” een extreem sterke uitbreiding van de gele kleuren, zooals KAMMERER die vroeger pas verkregen had na verloop van een aantal generaties van aan gele



omgeving blootgestelde volkomen salamanders. Hij kon nu ook door telling van de chromatophoren de ook door andere waarnemers onderstelde vermeerdering van de zwarte chromatophoren op zwarten ondergrond aantoonen, die de uitbreiding van het zwart bij de larven volgt. Hij beschouwt daarom de physiologische kleurwisseling van de larven als de oorzaak der kleuraanpassing, en gelooft ook bij den volwassen salamander nog zulk een, zij het ook veel tragere, aanpassing waargenomen te hebben. Daar de physiologische kleurwisseling bij visschen ook op rijpen leeftijd voorkomt en in grooten mate afhankelijk is van het oog en de zenuwverbinding der huid, zooals al lang bekend was, maar eerst door K. VON FRISCH bij mij meer nauwkeurig onderzocht werd, was het noodzakelijk den invloed van het blindmaken van de salamanders op hunne kleurwisseling te onderzoeken. KAMMERER kon bij blindgemaakte vuursalamanders geen verandering in de teekening der vlekken in gele of zwarte omgeving vinden, zoodat alle ooglooze salamanders dezelfde gemiddelde kleur behielden als de in het donker of op neutralen ondergrond gehouden larven. Witte omgeving had bij uitsluiting van het directe zonlicht eveneens geen bijzonderen invloed op ziende salamanders. Daar de donkere chromatophoren der larven zich op witten ondergrond evenzeer contraheeren als op gelen, daarentegen op zwarte zich sterker uitbreiden, evenals in het donker, kan mijns inziens een volledige verklaring voor het aannemen van de kleur der omgeving door de volwassen salamanders niet alleen in de physiologische kleurwisseling der larven gevonden worden, ofschoon het rekening houden met de bij de metamorphose optredende gele chromatophoren volgens VON FRISCH eene differentieëring tusschen de inwerking van geel en wit zou veroorloven.

Wanneer salamanderlarven door DEMBOWSKI en mij blindgemaakt werden, bleek het dat zij wel evenmin als KAMMERER's blinde volkomen salamanders op gelen of witten ondergrond reageerden, maar aan het licht veel zwarter werden aan de niet blindgemaakten, en omgekeerd in het donker sterker geel geteekend werden. Gelijktijdig door FISCHER gedane proeven, die ons tevoren niet bekend waren, gaven nog scherper onderscheid in dezelfde richting: de blindgemaakten waren in het licht geheel zwart, in het donker sterk geel gevlekt. Deze zoo goed bevestigde proeven

komen overeen met de visschen van FRISCH, wier physiologische kleurwisseling na oogexstirpatie juist omgekeerd reageerde, zoodat de blinde visschen op lichten ondergrond donker, op donkeren licht werden. In elk geval kan dus het licht ook op blind gemaakte dieren een kleurveranderende invloed hebben, die met een directe inwerking van de lichtstralen op de contractiliteit der chromatophoren zou kunnen samen hangen, zooals door STEINACH, destijds nog in Praag voor verschillende diergroepen werd aangetoond. Is deze verklaring juist, dan kan voor de verschillende werking van het zwart tegenover de duisternis een physiologische contrastwerking nauwelijks in aanmerking komen, zooals tot nog toe aangenomen werd, want voor de waarneming van het contrast tusschen den donkeren ondergrond en de heldere belichting van boven moeten lichtbrekende media, zooals de oogen der dieren ze hebben, ondersteld worden. Door het onderzoek van de kleuraanpassing bij een geheel andere diergroep, de insecten, zijn wij nu op het spoor gekomen, hoe deze schijnbaar zoo ingewikkelde dingen toch betrekkelijk eenvoudig verklaard kunnen worden. Daar ik mij reeds vroeger beziggehouden had met de chemie der kleurstoffen, die de uitwendige kleuren bij de insecten veroorzaken, kon ik Fr<sup>l</sup>. Dr. L. BRECHER, toen zij bij mij kwam voor een onderwerp over het ontstaan van kleuring der dieren, voorstellen, de bekende kleuraanpassing van verschillende vlinderpoppen niet alleen in verband met het physiologisch proces, maar ook op de mogelijkheid van chemische analyse te onderzoeken. Wanneer tot verpopping rijpe rupsen van het koolwitje, *Pieris brassicae*, en verschillende *Vanessa*-soorten blootgesteld werden aan verschillende kleuren, dan kon vooreerst, als bevestiging van de mededeeling van den Engelschen onderzoeker POULTON, de bijzondere werking van alle geel bevattende kleuren op de kleurkrijgende pop duidelijk geconstateerd worden, en door varieering der lichtintensiteit getoond worden, dat deze werking specifiek voor de gele stralen was. Zij bestaat in een bijna geheele onderdrukking van de zwarte pigmentteering, die bij het koolwitje tot een naar voren komen van de groene grondkleur, bij de *Vanessa*'s tot zichtbaar worden van een gouden glans leidt. In tegenstelling hiertoe veroorzaken de stralen van het breekbare einde van het spektrum en zwarte omgeving een sterke toename van de donkere kleur. Men was tot nog toe gewoon zwarte vlakken als alle

Genetica II.

lichtstralen absorbeërend te beschouwen, en zoo kwam men tot de paradox, dat de afwezigheid van teruggekaatst licht een positieve werking zou uitoefenen, die in het donker niet optrad, waar evenals in grijze omgeving poppen van een tusschenkleur ontstaan. De gelijke werking van zwart en de kleuren van het breekbare eind van het spektrum bracht ons op de gedachte, voor de werking van het zwart de ultraviolette stralen aansprakelijk te stellen, nadat reeds uit spektrumproeven gebleken was, dat het ultraviolet een nog sterkere pigmentvorming veroorzaakte dan blauw en violet. Het gelukte toen, door uitschakeling van de ultraviolette stralen van het daglicht door middel van kleurloze kinine-sulfaatoplossing, heldere poppen te verkrijgen, hoewel de rupsen in zwart bekleede kasjes gehouden werden. Volgens de methode van HÜBL kon toen door middel van het door SCHALL vermelde, slechts voor ultraviolet gevoelige, paraphenyldiamine-papier aangetoond worden, dat inderdaad zwarte vlakken papier ultraviolet in sterkeren mate terugkaatsen dan grijze of witte. Daar ook roode vlakken tot diegene behooren die ultraviolet reflecteeren, werd nu het door KATHARINER en DÜRKEN waargenomen verschil in resultaat bij het gebruik van teruggekaatst of doorvallend rood licht verklaard. Het verdwijnen van het pigment in het laatste geval is toe te schrijven aan de absorptie der ultraviolette stralen door de kleurfilters, en kan door inschakeling van kininesulfaat voor de rood terugkaatsende vlakken eveneens verkregen worden. Voor de verklaring van de heldere popkleuren bleven nu nog de ultrarode stralen over. Uitschakeling daarvan door een slechts zwakgekleurde ijzerchloride-rhodankaliumoplossing verhinderde bij de poppen der koolwitjes inderdaad in het sterke witte licht de vorming van de krijt kleur. De afwezigheid der ultrarode stralen verklaarde ook het onderscheid tusschen de koolwitjes die op grijzen grond tot verpoppen komen en die in het donker, daar bij de laatste de voor de lichtpoppen karakteristieke witte gordel ontbrak.

Door bestraling met de sterk ultraviolethoudende kwartsglas-lamp kunnen ook op gelen grond poppen met sterke pigmentteering verkregen worden, terwijl de niet lichtgevende vlam van de Bunsensche brander ook in het donker heldere poppen geeft, daar de warmtestralen hiertoe voldoende zijn. Maar ook temperatuurverhooging zonder stralende warmte geeft het zelfde resultaat.

Als men dus den indruk door het rupsenoog beslissend voor de kleuraanpassing der poppen zou willen achten, dan zou men deze oogen niet alleen gevoeligheid voor ultraviolet moeten toeschrijven, wat voor insecten meermalen beweerd is, maar ook voor ultrarood, ja ook voor warmte, die niet door straling behoeft te zijn overgebracht, of men moet afzien van eene eenheitliche verklaring. POULTON had reeds de gezichtsindruk door het besmeren van de oogen der rupsen met zwarte kleurstof trachten uit te schakelen, en toch kleuraanpassing gekregen. De herhaling van deze proeven door Frl. Dr. BRECHER scheen de onafhankelijkheid van deze kleuraanpassing van de waarneming der gekleurde vlakken te bevestigen. Het zou nu de vraag kunnen zijn, of besmering der oogen genoeg beschermde tegen het indringen van het licht. In elk geval zou echter de intensiteit daarvan zoo verminderd zijn, dat duidelijke verschillen met de niet besmeerde rupsen bij de popkleuring tot stand zouden moeten komen, wat niet het geval is. Overigens kon Frl. Dr. BRECHER bij de blindgemaakte rupsen geen reactie op invallende lichtstralen verkrijgen, terwijl niet blindgemaakten direct tastende bewegingen met het voorlijf begonnen uit te voeren, zoodra een lichtstraal hunne oogen trof.

Geheel anders ging het echter met de kleuring der poppen als ik ze niet blind maakte door besmeren, maar door verwijdering der oogen. Dan was elke kleuraanpassing aan den ondergrond verdwenen. De daarbij aanvankelijk toegepaste cauterisatie hebben we later door een koude wijze van opereeren vervangen, daar DÜRKEN de opmerking gemaakt had, dat de bij electriche verbranding onvermijdelijke verwarming dit resultaat veroorzaakt kon hebben. Koude operatie gaf echter dezelfde uitkomst. Het scheen dus, dat weliswaar niet de licht-indruk, maar wel de aanwezigheid van het oog voor de kleuraanpassing noodig was. Wij konden er ons niet van overtuigen dat het, evenals bij salamanders, komt tot een met de lichtsterkte toenemende pigmentteering der ooglooze poppen, in elk geval treedt dit onderscheid zeer op den achtergrond tegenover het uitblijven van de juiste kleuraanpassing.

Wanneer nu hierbij de gezichtszin geen rol scheen te spelen, was het niet zeer waarschijnlijk, dat de kleuraanpassing bij de zich verpoppende rupsen alleen door physiologische kleurwisseling op de wijze der koudbloedige werveldieren kon tot stand komen.

De inwerking zou meer direct moeten zijn. Zulk een weg vonden we in het chemisme van de pigmentvorming. Als leerling van OTTO FÜRTH was mij het ontstaan van het zwarte vlinderpigment door fermentwerking bekend, daar ik op zijn aansporing naar analogie van zijne proeven aan vlinderpoppen, destijds in het zoölogisch station te Triëst het ontstaan van de sepia bij den inktvisch had onderzocht, en daarbij eerst de geheele reeks der optredende kleuren van kersrood tot violetzwart had waargenomen. Uitgebreide onderzoekingen der laatste jaren, waaraan L. DRECHER en J. DEMBOWSKI deelnamen, hebben allen twijfel ervan weggenomen, dat de donkere pigmenten der poppen door inwerking van een tyrosinase op tyrosine ontstaan. Geen andere fermenten, noch andere chromogenen komen daarvoor in aanmerking. Daar wij volgens de methode van FÜRTH deze pigmentvorming in reageerbuisjes vervolgen kunnen, liet ik proefbuisjes, gevuld met tyrosine-oplossing, met de uit den halimasch-paddestoel *Agaricus melleus* in groote hoeveelheden verkregen tyrosinase klaarmaken en blootstellen aan verschillend gekleurde omgeving. Groote verschillen traden nu in de pigmentvorming op. Meestal kleurden zich in dezelfde soort proefbuisjes eerst de geelbestraalde, dan de in het donker opgestelde, en tenslotte de blauw bestraalde, of die in de zwarte, dus door ultraviolet werkzame, bakken. Voorbestraling der tyrosine-oplossing had geen, korte voorbelichting van de fermentoplossing hetzelfde effect als bestraling van het mengsel. De tyrosinase is dus kleurgevoelig. Reeds de plaats die het donker inneemt tusschen geel en blauw bewijst, dat het hier gaat om specifieke stralen en niet slechts om intensiteit van het licht: deze fermenten zijn kleurgevoelig, wat Wo. OSTWALD in Leipzig bij gelegenheid van een andere vraagstelling ook gevonden had. Na langere voorbestraling van het ferment keert de werking om. De bij halimasch-tyrosinase verworven ervaring kon bevestigd worden aan de tyrosinase uit vlinderpoppen en rupsen. Daarbij bestaat voor den aanvangskleur der proefbuisjes het verschil, dat de halimasch-tyrosinase kersrood, de dierlijke meestal blauwviolet begint. Door toevoeging van alkali kan de blauwe in een meer roode, en door vermindering der alkaliniteit de roode in een meer blauwe kleur veranderen. Bij de witte poppen van het koolwitje blijven de stervormige pigmentdragers van de epidermis op de roode kleur

staan en het lukte Frl. Dr. BRECHER daaruit een tyrosinase met roode beginkleur te verkrijgen. Door verwarming zijn, als boven vermeld, ook witte poppen te verkrijgen en in overeenstemming daarmee kon bij verwarmde tyrosinase van anders violet beginnende typen een roode beginkleur aangetoond worden. Daar de verwarming ook de alkaliniteit verhoogt, was de belangrijke invloed van den reactietoestand op de kleuring der poppen bewezen. Daarmee was een vingerwijzing verkregen, op welke wijze de verschillende stralensoorten invloed uitoefenen op de vorming van het donker pigment of melanine. Aan de in dezelfde richting als de warmte werkende ultrarode stralen moet alkaliniseerende werking toegeschreven worden, die de pigmentvorming vertraagt, en daar de pop slechts een tot twee dagen voor haar volledigen uitgroei noodig heeft, blijvend op het roode beginstadium terughoudt. Daar alle behalve de witte poppen der koolwitjes violette beginkleur toonen, kan de reactietoestand overigens nergens alkalisch zijn. Men heeft algemeen met de pigmentwerking de ervaring opgedaan, dat zij in alkalien geremd en beschermd, in zuren daarentegen versneld en snel verbruikt wordt.

De versnellende werking der gele stralen op de pigmentvorming in het proefbuisje, waarop bij langere voorbestraling uitputting volgt, is dus op sterkere aanzuring van de tyrosinase terug te brengen. Omgekeerd kan men zulk een werking aan de blauwe stralen niet toeschrijven. Ja, zij moeten zelfs een zwak alkaliniseerende werking hebben, want in het donker geven de proefbuisjes eene met het geel overeenstemmende melaninevorming. Bij afwezigheid van licht heerscht dus een zure toestand, al is deze ook zwakker dan bij gele bestraling. Bij de popkleuring van het koolwitje komt overigens deze overeenkomst van de vorming in het donker met die in het gele licht uit door een sterker naar voren komen van den groenen grondtoon bij de in het donker gehoudene, dan bij die in grijze omgeving.

De opmerkzame lezer zal nu de opmerking maken, dat wij toch juist een sterke melaninevorming bij gele bestraling in de proefbuisjes krijgen, en tegelijk de minst gepigmenteerde, bij het koolwitje groene, poppen. Deze schijnbare tegenstrijdigheid is echter gemakkelijk te verklaren uit de na een bepaalden tijd der voorbelichting blijkende omkeer in de werking der fermenten. Den

geheelen loop van de kleuraanpassing bij genoemde soorten kunnen wij ons op de volgende wijze voorstellen: begint de rups zich te verpoppen, dan treedt een stadium op met bepaalden graad van zuurheid. Geschiedt nu de verpopping in het donker (bij normale temperatuur), dan blijft het bij dezen zwakken graad. Onder de inwerking van zwak gemengd licht, b.v. in grijze omgeving, geschiedt de afname van het zuur wat sneller, en nog sneller veroorzaken dit de stralen van het breekbare einde van het spektrum, welke voor melaninevorming het optimum aan alkaliniteit geven. Dit optimum wordt overschreden bij de inwerking van sterke weinig breekbare stralen, zoodat de aanvankelijk, met den alkalischen toestand overeenstemmende, roodbeginnende pigmentvorming evenals bij te sterke verwarming niet meer in staat is verder voort te schrijden. In tegenstelling tot deze hyperalkaliseering staat de hyperaciduleering door de gele stralen, welke de toch reeds bij de verpopping heerschende zuurtetoestand versterken, en de melaninevorming tengevolge van snelle tyrosinasevernietiging doen ophouden. Deze voorstelling kon tot nog toe in zooverre bewezen worden, als er werkelijk een wisseling van den reactietoestand in de op elkaar volgende stadia van de gebruikte soorten door het verschillend gedrag van de zich in de proefbuisjes vormende melanine kon worden aangetoond. De nog niet afgeloopen uitwerking van kwantitatieve methoden zal het, naar ik hoop, mogelijk maken, de werking der stralen in graden van den reactietoestand uit te drukken.

Ook voor het chemisch proces zelf hebben wij bepaalde aanknoopingspunten gevonden. De rol van het oog zou bij insecten, amphiëën en visschen op een vernietigen der tyrosinase kunnen berusten. Ik wil echter deze hypothese hier niet verder uitwerken daar zij nog bewijzen noodig heeft en volgens onze nieuwste proeven misschien toch het oog nog door kleurperceptie op de popkleuring inwerkt. Het besmeren met lak houdt misschien het licht niet genoeg van het oog af, en dit vormt een voor kleurstralen zeer gevoelig apparaat, dat het chromatisch systeem van de huid noodig heeft om de melaninetstanden in werking te zetten. Verdere proeven zijn nog aan den gang.

## D. Het probleem der Formbildung en vormverandering.

De vorm der dieren is in het algemeen minder variabel en minder toegankelijk voor uitwendige invloeden dan hunne kleur. Toch is het dank zij de arbeidsmethoden en de inrichting van ons instituut gelukt, veel verder gaande modificaties bij de vorming van organen en lichaamsdeelen te voorschijn te roepen, dan tot dusverre mogelijk geacht was.

Vooral KAMMERER heeft door zijn kennis van de levenswijze van amphibiën en reptielen met de experimenteele verandering van voortplantingswijze en orgaangebruik belangrijke resultaten gekregen. In de eerste plaats is het hem gelukt, eene groote toenadering in de voortplantingswijze tusschen *Salamandra maculosa* en *S. atra* te verkrijgen, doordat hij den eerste door wegnemen van het water, dwong, de jongen langer in het lichaam te houden, wat de laatste normalerwijze doet. Tegelijk met de wijze van voortplanting veranderde ook het aantal en het uiterlijk der jongen, daar als gevolg van het langere verblijf in het moederlichaam slechts een geringer aantal zich vormen, en deze reeds als volkomen salamanders geboren worden moesten, juist zooals het voor *S. atra* normaal is. Deze als volkomen salamanders ter wereld gekomen *S. maculosa* zijn dan donkerder en minder geel gevlekt dan de normalerwijze in het water geboren kieuwendragende larven, waarin zij ook aan *S. atra* herinneren. Omgekeerd werd *S. atra*, doordat ze in ondiep water gehouden werden, of door verhooging der temperatuur larvenbarend, en uit deze larven kwamen volkomen salamanders die, in tegenstelling tot de volledig zwarte kleur van de normale als volkomen salamanders geboren *S. atra* met gele punten bezaaid waren, die aan de gele vlekken van *S. maculosa* herinnerden. De verdonkering, die door POGONAWSKA in Lemberg verkregen werd door het kweken van larven van vuursalamanders in zoutoplossingen, deed het mij waarschijnlijk voorkomen, dat de donkere kleur der langer in de lichaamsvloeistoffen der moeder achtergebleven salamanders door het zoutgehalte daarvan te verklaren was. De ontdekking van POGONAWSKA werd door KAMMERER bevestigd.

Behalve bij salamanders veranderde deze onderzoeker experimenteel ook de wijze van voortplanting bij den kikvorsch *Hyla*



*arborea*, bij de pad *Alytes obstetricans*, bij den grottensalamander *Proteus anguineus* en eindelijk bij de hagedis *Lacerta vivipara*. De kikvorsch legt normalerwijs zeer veel kleine eieren in het water. Werden nu echter de kikvorschen buiten het water gehouden, maar op planten wier bladen als bij *Canna*, *Aspidistra* of *Musa* aanvankelijk als peperhuisjes opgerold zijn, dan legden zij hunne eieren in deze opgerolde bladeren. Hier verlaten de larven eerst laat de eihulsels, blijven zeer klein en worden dwergkikvorschen. *Alytes obstetricans* is zooals zijn naam aanduidt door een bijzondere functie van het mannetje gekenmerkt, dat de door het wijfje gelegde eisnoeren om zijn achterpooten wikkelt, en mee rondsleept. De paring geschiedt in de natuur op het land, de eisnoeren komen dan in het geheel niet in het water, waardoor zij zich spoedig tengevolge van het indrogen van de geleijachtige omhulsels vast om de pooten van den mannelijken pad samentrekken. Onder alle inlandsche batrachiers ontbreken slechts bij het mannetje van *Alytes* de bronstknobbels, die voor de paring in het water noodig schijnen te zijn, om in het glibberige medium een stevige omarming mogelijk te maken. Door verhooging der temperatuur dwong KAMMERER *Alytes* in den paringstijd het water op te zoeken, en de eieren hechtten zich nu niet meer aan de pooten van het mannetje, maar gleden in 't water naar beneden, en ontwikkelden zich daar verder tot reuzenlarven. Bij de vierde zich in het water ontwikkelende generatie traden bij het mannetje bronstknobbels op, die in de vijfde generatie de voor de andere batrachiers karakteristieke zwarte kleur vertoonden.

Terwijl de grottensalamander in de holen van zijn vaderland volgens mededeeling der gidsen levendbarend is, hadden verschillende waarnemers hem in gevangenschap na langer verblijf in kamers eieren zien leggen. Er ontstond daardoor strijd over de normale wijze van voortplanting van dezen salamander. In onzen put plantten de salamanders zich meermalen voort, en daarbij brachten zij steeds slechts een tot twee volkomen jongen ter wereld. Daarentegen legden zij in de bovenaardsche kamers van het instituut eieren. Hoogstwaarschijnlijk is dus de hooge temperatuur oorzaak van het eieren leggen, terwijl bij de in de holen heerschende lage temperatuur levend baren voorkomt. Het was verder al lang bekend, dat de bleke salamanders, wanneer zij aan het licht gebracht

werden, eeue donkere kleur aannamen. Daarentegen heeft men vroeger nooit waargenomen, dat in holen gevangen en daarna aan het licht blootgestelde salamanders een vergrooting van het oog hadden ondergaan. Het salamanderoog is namelijk bij de juistgeboren dieren duidelijk als een zwarte punt te herkennen, wordt echter onder de normale omstandigheden gereduceerd en is niet meer tot zien in staat. Toen nu KAMMERER de bovenvermelde proeven begon, raadde ik hem in het bijzonder zijn aandacht te vestigen op de mogelijkheid van een uitgroeiing van het oog, wanneer de pasgeboren jongen in het licht gehouden werden. Hij had eerst met de moeilijkheid te kampen, dat bij het houden in gemengd licht een zeer snelle pigmentteering der huid optrad, die nu een verder indringen van het licht op de onder de huid liggende oogrudimenten verhinderde. Gebruik van rood licht, dat volgens vroegere proeven van DUBOIS in Lyon geen pigmentteering veroorzaakt, overwon deze moeilijkheid. Nu groeide inderdaad het oog van den salamander volkomen uit, en vertoonde bij onderzoek op coupes het herstel van de lens en de verdere voor het zien benoodigde deelen. KAMMERER kon ook aantoonen dat deze grootoogige salamanders in staat zijn een worm te zien, die zich buiten hun glazen bak beweegt, want zij trekken direct los op de plaats van het glas waarachter de worm spartelt. De blinde salamanders nemen geen notitie van zulke wormen.

Door verhooging der temperatuur heeft KAMMERER eindelijk de anders levend barend e hagedis *Lacerta vivipara* eieren doen leggen, en bij de anders eieren met weeke schaal leggende *L. serpa* harde schalen, als bij vogels, waargenomen. Bij de wisseling der voortplanting van salamanders en batrachiers (evenals bij de kleuring van de salamanders) kon KAMMERER erfelijkheid van de geïnduceerde eigenschappen aantoonen, doordat de nakomelingen de experimenteel verkregen veranderingen, zoowel de voortplantingsinstincten als de lichamelijke eigenschappen, ook dan nog behielden, wanneer ze weer in hun natuurlijke omstandigheden teruggebracht waren.

Wanneer we nu eerst de resultaten van de modificeerbaarheid der voortplanting en der organen beschouwen, zonder te letten op het voortzetten daarvan over verschillende generaties en het terugbrengen in de oorspronkelijke omstandigheden, dan leeren

ze ons reeds verschillende theoretisch belangrijke dingen in verband met de mogelijkheid van soortvorming. We leeren, dat uitwendige factoren een directen invloed uitoefenen op levend baren of eierenleggen met al zijn tusschenvormen, en dat wel zonder de noodzakelijkheid van een reeks generaties, waarin selectie werkend zou kunnen zijn, maar direct op het betrokken individu zelf. Daar b.v. bij de twee bestudeerde salamandersoorten de verschuiving van de geboorte in tegengestelde richting mogelijk is, komt men niets verder met het aannemen van atavisme, want toch slechts een der beide soorten van voortplanting kan phylogenetisch ouder zijn. Verder zien we, dat er een samenhang tusschen den uitwendigen factor en de wijze van voortplanting bestaat, zoodat steeds lagere temperatuur gepaard gaat met levend baren en hogere met eieren leggen. Het is mij opgevallen dat ook buiten de experimenteel onderzochte soorten levend baren bij die dieren pleegt voor te komen, die in lagere temperatuur leven, dan hunne verwanten, zooals bij arktische zeesterren, verschillende holendieren, en reptielen die op hogere breedten of in zee voorkomen. Daaruit kan men de gevolgtrekking maken, dat ook in de natuur de verscheidenheid in de wijze van voortplanten directe relatie gehad heeft met de temperatuurfactor bij haar ontstaan.

Een directe relatie tusschen licht en perceptieorgaan zien wij bij het weer opgewekte oog van den grottsalamander. En dit voorbeeld bewijst ook ten duidelijkste, dat rudimentaire organen in staat moeten zijn tot herleving, in tegenstelling tot de door DOLLO voor phylogenese opgestelde, en door ABEL speciaal op rudimenten uitgebreide stelling van de onomkeerbaarheid der ontwikkeling. Verdere bewijsstukken zijn de bronstknobbels van *Alytes* en het reeds vroeger door mij waargenomen herstel van het achterlijf der heremietkreeften, *Paguridae*, wanneer hun de mogelijkheid ontnomen werd zich in slakkenschalen te verbergen. Hierbij komt weer de directe relatie tusschen den uitwendigen factor en de vormgeving te voorschijn, daar het door den druk der slakkenschaal veroorzaakte oedeem bij het ophouden van dien druk plaats maakt voor vernieuwde geleding en sterke pantsering, waarbij bij verschillende soorten nog pigmentteering komt bij toetreding van het licht.

## E. Het probleem van de Umwelt van het kiemplasma.

Wanneer de uitwendige factor ook in een meer of minder directen samenhang staat met het veranderbare lichaam der dieren, dan behoeft de op deze wijze verworven eigenschap nog niet erfelijk te zijn. Zeer veel zoölogen en botanici staan heden ten dage nog op het standpunt, dat de door het lichaam door uitwendige factoren verkregen eigenschappen niet erfelijk zijn, en dus onder den bijzonderen naam van „Modificaties” samengevat moeten worden. Erfelijk zouden daarentegen zijn de eerst in de kiemcellen optredende toevallige of slechts indirect door uitwendige factoren veroorzaakte „Mutaties”. Daarentegen gelooven weer anderen aan een prikkelwerking van het soma op den kiem, waaraan het de verworven eigenschap op de homologe plaats moet overdragen. Een middenweg zou ingeslagen worden, wanneer de uitwendige factor zoowel op het soma als op die kiem zou inwerken, en eene adequate werking op beide zou uitoefenen, wat als „parellelinductie” gekenschetst wordt. Merkwaardigerwijs heeft niemand er zich ooit om bekommerd, of de grondslagen voor deze voorstelling aanwezig waren, dat is, of werkelijk een indringen van den uitwendigen factor tot de kiemcellen mogelijk is. Een bewijs daarvan toch scheen mij een hoofdvoorwaarde voor deze hypothese, en daarmee ook voor de aanname van een der andere alternatieven. Eerst als wij de „Umwelt” van het kiemplasma zouden kennen, zou men kunnen onderzoeken, hoe deze Umwelt inwerkt op de zich ontwikkelende kiemen, om adequate modificaties te voorschijn te roepen.

Volgens dit program zette ik mij met een reeks medewerkers aan het onderzoek van de doordringbaarheid van het dierlijk lichaam voor uitwendige factoren. Met de bovengemelde capsulemethode lukte het SECEROV het indringen van licht in het zoo sterk gepigmenteerde salamander- en hagedissenlichaam aan te toonen. A. WALTHER kon het indringen van magnesiumzouten tot aan de kiemcellen van krabben door middel van een kristallisatiemethode vervolgen. De proeven op salamanders van TUNQUIST over vochtigheid zijn helaas niet ten einde gebracht. Het belangrijkste zijn de door CONGDON, UHLENHUT en anderen gedane metingen van de lichaamstemperatuur van knaagdieren in verschillende temperaturen

der omgeving. Nog voor den aanleg der kamers met constante temperatuur, wilde ik de erfelijkheid van verworven eigenschappen bij warmbloedigen laten onderzoeken, waarbij ik van het algemeene denkbeeld uitging, dat hun inwendige temperatuur slechts in geringen graad van de temperatuur der omgeving afhankelijk was. Wanneer het lukte, door inwerking van de warmte somatische kenmerken te veranderen, en wanneer deze bij de nakomelingen weer optraden dan kon, naar ik toen meende, slechts een inwerking van het soma op den kiem in aanmerking komen, daar de kiem zelf steeds blootgesteld bleef aan dezelfde lichaamstemperatuur. De daarop door M. ZUELZER begonnen, maar spoedig door mij overgenomen en verder voortgezette proeven met ratten gaven als resultaat een afname van de dichtheid van de vacht en een toename van de lengte van staarten en extremiteiten, benevens een buitengewone zwelling der testes, die aan tropische soorten herinnerden. Het wederoptreden daarvan bij de nog met de moeder in de koude teruggebrachte volgende generatie gaf mij destijds aanleiding het geval op de Naturforscherversammlung te Salzburg als overdracht van een lichaamseigenschap op den kiem voor te stellen.

De daar aanwezige Prof. LOEWIT uit Innsbruck meende echter, dat het toch niet uitgesloten was, dat de lichaamswarmte van de moeder door het vertoeven in de warmte veranderd, en daardoor eene overeenkomstige warmtetoename bij de nakomelingen tot stand gekomen was. Op deze belangrijke opmerking liet ik talrijke metingen van de lichaamswarmte doen bij ratten, muizen en de slaaprat *Myoxus glis*, die inderdaad een zeer aanzienlijke toename van de inwendige temperatuur met de uitwendige aantoonde. Terwijl bij den mensch hoogstens een graad verschil voorkomt, gaat het hier over verschillende graden. Terwijl wij met ratten werkten, had in Amerika SUMNER geheel van hetzelfde idee uitgaand de grootere staartlengten in de warmte ook bij zijn proefdieren (witte muizen, *Mus musculus*) waargenomen en door nauwkeurige metingen schijnbaar eene erfelijkheid van deze verworven eigenschap bij terugplaatsing in lagere temperatuur verkregen. Hij had dezelfde, nu als foutief erkende, conclusie getrokken van eene beïnvloeding van den kiem door het soma, doordat de warmtemetingen bij de muizen ongeveer constante temperatuur hadden gegeven. Om geheel zuivere proeven te kunnen nemen ging ik over tot de inrichting

der temperatuurkamers. De van  $5^{\circ}$  tot  $5^{\circ}$  varieerende, in elke kamer constant blijvende, temperatuur veroorloofde ons nu op ondubbelzinnige wijze de gradueele toename van de lichaams-temperatuur van *Mus decumanus* en *M. rattus* met de buiten-temperatuur aan te toonen. Het onderscheid bedraagt voor  $5^{\circ}$  buitentemperatuur ongeveer  $\frac{3}{4}^{\circ}$  lichaamstemperatuur, en blijft gelijk voor de beide geslachten, hoewel wijfjes gemiddeld een hoogere lichaamswarmte hebben dan mannetjes, zooals voor andere zoogdieren en vogels reeds vroeger bekend was. Bepaling van de relatieve staartlengten bevestigde zoo fraai mogelijk de trapsgewijze toename daarvan met stijgende temperatuur. Wanneer nu de uitwendige temperatuur door de haar volgende lichaamstemperatuur aan de kiemen verschillende warmte en daarmee tendens tot verschillende staartlengte geeft, dacht ik dat ook een verhooging der lichaamstemperatuur op andere wijze, b.v. door koorts, een staartverlenging te voorschijn zou roepen. Het is tot nog toe niet gelukt, koorts bij ratten te verwekken, maar J. A. BIERENS DE HAAN heeft bij zijn verblijf aan ons instituut door koortsverminderende middelen een verlaging der lichaamswarmte bij jonge ratten verkregen die, geheel in overeenstemming met de verwachting, met een relatieve staartverkorting gepaard ging. Deze relatieve verkorting was grooter bij het minder schadelijke nevenwerking vertoonende antipyrine, dan bij het schadelijker kinine, en kon dus niet aan pathologische werking toegeschreven worden. Evenmin kon de bij uitwendige warmtetoenamen optredende relatieve staartverlenging aan onvoldoende voeding worden toegeschreven, want bij de hongerproeven van verschillende Amerikaansche onderzoekers met jonge ratten konden deze op bijna constant gewicht gehouden worden, zonder dat een wezelijke staartverlenging tot stand kwam. De geschilderde voorproeven zouden ons nu veroorloven de door SUMNER en mij aangegeven overerving, daar van de staartlengte, hier van de hypertrophische testes op parallele inductie terug te voeren. Maar eene voorloopige bewerking van het in de temperatuurkamers gedurende meerdere generaties gekweekte, en zeer zorgvuldig geregistreerde en gemeten rattenmateriaal heeft een overdracht van de relatieve staartlengte op de nakomelingen van de beïnvloede dieren, bij terugbrengen in middelbare temperaturen, niet doen blijken. Veeleer schijnt het dat een soort contrastwerking optreedt, zoodat de nakomelingen

van de hitte-ratten in middelbare temperatuur iets kortere staarten krijgen dan de in deze zelfde middelbare temperatuur verplaatste nakomelingen der koude-ratten. SUMNER's resultaten zouden, evenals zijn metingen der lichaamstemperatuur, verklaard kunnen worden door het te weinig zuiver constant houden van de temperatuur. Daarentegen kon STEINACH bij zijn nu te bespreken werk over het geslachtsprobleem mijne mededeeling over het weder optreden van de hypertrophische testes bij de teruggebrachte hitte-ratten volkomen bevestigen. Ik heb de verklaring gezocht in de aanname, dat de testes direct door de warmte getroffen kunnen worden, terwijl de verborgen ovarien der wijfjes door een tijdens de eivorming werkelijk optredende secundaire homoiothermie aan de warmtewerking onttrokken worden. Daarmee zou ook de in de kamers geconstateerde onafhankelijkheid der vrouwelijke periode van de temperatuur overeenstemmen. Kruising van hitte-wijfjes met mannetjes uit middelbare temperaturen zou geen hypertrophie der testes bij de kinderen moeten geven. Helaas kunnen wij deze proeven niet meer uitvoeren.

#### F. Het probleem van de geslachtsrijpheid en het oudworden.

Evenals de soort- of raseigenschappen gelukte het ons de geslachtsonderscheiden en den leeftijd der weefsels in sterke mate te modificeeren. Bij Urodelen werden bij BRESKA's proeven op het andere geslacht getransplanteerde strooken huid in de sexueele kleur veranderd. UHLENHUT transplanteerde oogen van salamander-larven van verschillenden leeftijd, en vond dat het geënte zich tegelijkertijd met het gastdier metamorphoseerde, dus de eene maal sneller oud werd, een ander maal echter zich verjongde.

Veel verder dan deze proeven uit de zoölogische afdeeling reikten echter die van de physiologische afdeeling, grootendeels met zoogdieren, maar ook met kikvorschen gedaan. Omtrent de vorming der geslachtsverschillen staan naar men weet twee opvattingen tegenover elkaar. Volgens eene zijn de kiemen, die wijfjes of mannetjes geven van te voren als zoodanig bepaald, en kunnen dus niet anders geven. Volgens de andere opvatting ligt in iederen kiem de mogelijkheid tot vorming der beide geslachten besloten, en komt het dus op de verdere omstandigheden aan of zich de

eigenschappen van het eene dan wel van het andere geslacht ontwikkelen. Volgens de eerste opvatting oefenen de voor het optreden der volle geslachtsrijpheid met alle secundaire en tertiaire geslachtskenmerken aansprakelijke geslachtsklieren in beide geslachten denzelfden invloed uit, doordat ze telkens in den kiem gedetermineerde kenmerken tot volle ontplooiing brengen. Dezelfde stof zou bij het mannetje der zoogdieren volledige vorming der uitvoerende geslachtsorganen, krachtiger lichaamsbouw en grover haarkleed, benevens vechtlust en het achtervolgen der wijfjes, daarentegen bij de wijfjes groei van de borstklieren, sierlijker vormen, fijner haarkleed en de psyche van het wijfje tevoorschijn roepen. De aanhangers van deze voorstelling konden zich er op beroepen, dat kastratie niet, zooals men vroeger meende, toenadering tot het type van het tegenovergestelde geslacht voortbracht, maar volgens de onderzoekingen en interpretatie van den Weenschen anatoom TANDLER slechts een verdwijnen van de met de geslachtsrijpheid verbonden bijzondere kenmerken van het mannetje of wijfje tengevolge had, zoodat een inderdaad meestal tusschen mannelijke en vrouwelijke vorm instaaude asexueele vorm het resultaat is, die den toestand van de soort vóór het optreden van eene sexueele differentiatie der secundaire en tertiaire geslachtskenmerken zou kunnen representeren. Volgens de tweede voorstelling zouden de mannelijke en vrouwelijke geslachtsklieren specifiek verschillend werkzame stoffen produceeren, die niet slechts de geslachtsrijpheid in het eene geslacht zouden kunnen veroorzaken, maar ook de kenmerken van het tegenovergestelde geslacht zouden kunnen onderdrukken. Ook zouden volgens deze voorstellen kastraten niet zonder meer de kenmerken van het andere geslacht aannemen, daar hun de specifieke stof voor de vorming daarvan ontbreekt. Indien het echter lukken zou door het invoeren van de werkzame stof van een bepaald geslacht in het lichaam van een jeugdig kastaat, de secundaire geslachtskenmerken in de richting van het andere geslacht te veranderen, en de tertiaire tegelijkertijd om te stemmen, dan zou het bewijs voor de specificiteit der geslachtsstoffen gegeven zijn.

E. STEINACH nu heeft in het physiologisch laboratorium van ons instituut een methode tot krachtige ontwikkeling der, de lichamelijke kenmerken bepalende, geslachtsklieren toegepast, namelijk de trans-



plantatie van de geslachtsklieren in het lichaam van gekastreerde dieren van het andere geslacht. Het resultaat was treffend: de op zulk een wijze „geheterologiseerde” mannelijke gekastreerde ratten ontwikkelden den sierlijken lichaamsbouw, de fijnere vacht en de psychische eigenschappen van het wijfje, en waren dus door het inplanteeren van de vrouwelijke geslachtsklieren „gefemineerd”. Omgekeerd vormden de van mannelijke geslachtsklieren voorziene vrouwelijke kastraten krachtiger skelet, namelijk grooteren kop met brederen oogafstand, grovere vacht en zelf een penis, en begonnen de wijfjes te achtervolgen, terwijl zij de mannetjes bevochten. Ze waren dus „gemasculeerd”. Nog verbluffender was het uitgroeien van de rudimentaire borstklieren van het mannelijke gefemineerde Guineesche biggetje *Cavia cobaja*. Ze scheidden melk af, zoogden jongen die men hun gegeven had, en gedroegen zich daarbij geheel als echte wijfjes. Terwijl naar bekend is de wijfjes der zoogdieren slechts op bepaalde tijden melk geven, deed het gefemineerde dit voortdurend. Tegenover deze hyperfemineering staat de hypermasculeering van het geheterologiseerde *Cavia*-wijfje, dat zoowel in de kracht van zijn bouw, als ook in vecht- en springlust, de echte mannetjes overtrof. Door mijne temperatuurproeven over de lichaamstemperatuur der ratten opmerkzaam geworden kon STEINACH's medewerker A. LIPSCHÜTZ aantonen, dat de lichaamstemperatuur bij geheterologiseerde *Cavia*'s eveneens geheterologiseerd was.

De femineerings- en masculeeringsproeven zijn met dezelfde diersoorten volgens de door STEINACH aangegeven methode in Lissabon en Kopenhagen herhaald en in elk opzicht bevestigd geworden. BRANDES (Dresden) heterologiseerde herten, en zag de gefemineerde bokken geen gewei opzetten, wel echter de gemasculeerde hinden. In overeenstemming met TANDLER's vondst, dat bij reëen het afbinden van de zaadkanaaltjes de geweivorming van den bok niet verhindert, hoewel daarbij het zaadvormend weefsel te gronde gaat, zocht STEINACH de oorzaak der heterologiseering niet in de kiemcellen zelf, maar in het interstitiële weefsel. (Dit werd ook door het histologisch onderzoek, door VON FRITSCH in Berlijn en voor STEINACH door OLGA KERMAUNER in Weenen uitgevoerd, van de in temperatuurkamers bij 35° optredende aangezwollen testes bij ratten bevestigd, wier interstitiële stof sterk vermeerderd is,

wat met bijzondere heftige en vroegtijdige libido gepaard moet gaan. STEINACH en KAMMERER hebben hieruit verklaringen gezocht voor de menselijke geslachtsrijpheid in verschillende klimaten). Evenals bij afbinden of „stenoseeren” gaan de zaad- of eicellen bij transplantatie in het lichaam van het andere geslachtsdier te gronde, zoodat de masculeerende of femineerende werking aan het nu weelderig woekerende interstitiële weefsel, de „puberteitsklier” par excellence, toegeschreven worden moet. Juist dit woekeren ten koste van de te gronde gaande kiemcellen verklaart de hyperfemineering en hyper-masculisering. Door Röntgenbestraling worden volgens VILLEMEN de vrouwelijke geslachtsklieren van hun kiemcellen beroofd, zonder dat de secundaire geslachtskenmerken verdwijnen, waardoor STEINACH's verklaring ook voor de wijfjes steun krijgt. STEINACH heeft verder door het inzetten van mannelijke en vrouwelijke geslachtsklieren in dezelfde kastraten kunstmatige hermaphroditen gekweekt.

In den allerlaatsten tijd is zijne uitvoerige publicatie over de door hem in 1912 voor het eerst aphoristisch meegedeelde proeven over experimenteele verjonging verschenen. (SPRINGER, Berlijn 1920). Uitgaande van het denkbeeld, dat het individu zich ten tijde van zijne grootste geslachtswerkzaamheid op het toppunt van zijne kracht bevinden moet, en dat deze toestand niet van de productie der kliecellen maar, evenals de specifieke secundaire en tertiaire geslachtskenmerken, van het interstitiële weefsel, de puberteitsklier, uitging, zocht STEINACH aan oude ratten-mannetjes, die reeds duidelijk lichamelijk verval, doffe oogen, zwakte, haaruitval en afkeerigheid van alle bedrijvigheid vertoonden, met volledig resultaat een nieuwe jeugd bij te brengen. De middelen daartoe waren, of inplantatie van jonge testes, of stenoseering. Werd bij rattenwijfjes door inplantatie van een jeugdig ovarium woekering van de cellen der corpora lutea verkregen, dan kon zelfs het oude ovarium van de andere zijde weer tot werkzaamheid worden geprikkeld en met een mannetje normale nakomelingschap gekweekt worden.

STEINACH's werk heeft naast het groote theoretische belang ook tot herhaalde practische toepassing op den mensch geleid. Door het inzetten van een nieuwen, aan een kryptorch ontnomen, testis werd door STEINACH's medewerker, den chirurg R. LIECHTENSTERN de depressie weggenomen van een man, die door een ongeluk

zijne testes verloren had. In verschillende gevallen gelukte het, homosexualiteit bij mannen door testisinplantatie te genezen, zoodat deze voortaan een normaal geslachtsleven voeren konden. Tenslotte kon men door een eenvoudige met plaatselijke anaesthesie uitvoerbare operatie den levenslust en lichaamskracht bij vroegtijdig oud geworden mannen, benevens het weder ontwaken van hun geslachtsfunctie en daarmee de vreugde tot scheppenden arbeid bij grijsaards verkrijgen. Bij de vrouwen zullen naar het schijnt door Röntgenbestraling, zooals HOLZKNECHT ze op aansporen van STEINACH uitvoerde, analoge resultaten te bereiken zijn. Op het met Röntgenstralen analoge affect van het radium op eene herleving der puberteitsklier zal de verjongende werking van radiumhoudende bronnen moeten teruggebracht worden, en hiermede verklaring gegeven van een practisch reeds lang toegepast middel.

We zien hier hoe een zuiver theorethisch werkzaam laboratorium door de consequente vervolging van een gedachtenreeks niet alleen tot oplossing komt van de onderzochte problemen, maar ook tot niet vermoede practische toepassingen en tot verklaring van den langen tijd raadselachtig gebleven samenhang van verschijnselen in natuur en cultuur geleid heeft. Ik kan daarom slechts instemmen met de klacht van den Amerikaan F. SUMNER, dat men tegenwoordig hoe langer hoe meer een direct aansturen van de wetenschap op practische doeleinden verlangt, terwijl de zuiver theoretische dreigt te verdwijnen!

(Litteratuur over de werkzaamheid van het biologisch proefstation vindt men in haar beide vijfjaarlijksche berichten, *Zeitschr. für Biol. Technik und Methodik*, I 1910, III 1913, verder in de *Jahrbücher der Wiener Academie der Wissenschaften*. De zoölogische afdeeling publiceert de uitvoerige mededeelingen in *ROUX's Archiv für Entwicklungsmechanik*, in eigen afleveringen.)

(Ingezonden: 18 October 1920).

## BOEKBESPREKING.

CORRENS, C. 1920. Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischt-geschlechtiger Pflanzen. (Ztschr. f. Bot. XII. 1920. p. 49—60.)

Schr. heeft door regeneratieproeven bij het loofmos *Funaria hygrometrica* naar eene oplossing gezocht van de vraag, of niet alleen bij loofmossen, maar ook bij éénhuizige en tweeslachtige bloemplanten, de kiemcellen mannelijke en vrouwelijke geslachtstendensen beiden op het embryo overbrengen, òf dat spermatozoo resp. pollenkorrel slechts de mannelijke, en eicel slechts de vrouwelijke geslachtstendens meebrengt. Schr. komt tot de conclusie, dat het eerste plaats heeft, dat dus, indien men den mannelijken aanleg als M aanduidt en den vrouwelijken als V, terwijl de tendens, die in de kiemcel aanwezig is met vette letters aangegeven wordt en de, natuurlijk wel aanwezige, maar niet tot uiting komende potentie voor het andere geslacht in normalen druk, dat dan dus uit de kiemcellen  $M_1V_1$  en  $M_2V_2$  het embryo  $M_1M_2V_1V_2$  zal ontstaan en niet uit  $M_1V_1$  en  $M_2V_2$  het embryo  $M_1M_2V_1V_2$ .

De directe ongeslachtelijke vermenigvuldiging van de kiemcellen zou natuurlijk onmiddellijk tot het doel gevoerd hebben, maar daar dit tot nog toe, niet alleen bij de hogere planten, maar ook bij de loofmossen tot de onmogelijkheden behoort, heeft Schr. getracht het probleem op te lossen door regeneratie uit die cellen van het loofmos *Funaria hygrometrica*, die het meest nabij spermatozoo-moedercel en eicel gelegen zijn. Hij prepareerde hiertoe zoowel de blaadjes, die antheridiën en archegoniën omhullen, als nog groene doch bijna rijpe antheridiën en archegoniën zelf en bracht deze zoo steriel mogelijk in Petrischalen tot verdere ontwikkeling. Alle gevallen voerden tot hetzelfde resultaat. Steeds ontstond uit het gevormde protonema weder een normale een-

huizige plant. Deze zusterzellen der kiemcellen blijken dus beide geslachtstendensen in zich te sluiten, daar anders twee van elkaar in geslacht verschillende individuen zouden moeten ontstaan. Voor Schr. is dit bewijs genoeg voor de stelling, dat ook de kiemcellen zelf de tweeslachtige tendens moeten bezitten, evenals, hieraan parallel, de kiemcellen der hoogere planten.

J. P. BANNIER.

---

COULTER, MERLE C. 1920. Inheritance of aleurone color in maize. (Bot. Gaz. LXIX. 1920 p. 407—426.)

Van de klassieke voorbeelden op genetisch gebied is dat van de kleur der aleuronlaag bij maïskorrels niet alleen een van de oudste maar ook een van de meest demonstratieve. Gedurende den tijd dat dit voorbeeld gebezigd wordt is er echter zooveel veranderd en verbeterd aan de genetische opvattingen, dat het alleszins nuttig en interessant is, eens na te gaan in hoeverre een dergelijk klassiek voorbeeld nog voldoetaant en overeenstemt met de tegenwoordige opinies. Dit was dan ook het hoofddoel van Schr. bij het uitvoerige onderzoek, dat hij gedurende eenige jaren instelde naar de factoren, die medewerken tot de kleurvorming van de maïs-aleuronlaag.

Dat de factoren R en C te zamen de roode kleur veroorzaken en dat deze kleur bij aanwezigheid van den factor P in purper overgaat, werd nogmaals door zeer vele kruisingsproeven bewezen. Steeds werden de getalverhoudingen, waarin de verschillend gekleurde korrels door zuiver mendelen der factoren moesten verschijnen, voor juist bevonden. Toch traden er eenige bijzonderheden op. Daar er verschillende combinatie's kunnen voorkomen, waarin de kleurvormende factoren R en C beiden aanwezig zijn: RRCC, RrCC, RrCc, en evenzoo, waarin P met deze verschillenden gecombineerd wordt, deed zich de vraag voor of deze combinatie's aan lichter of donkerder kleur te herkennen zouden zijn. Ofschoon de grenzen vaak zeer moeilijk aan te geven waren, is het aan Schr. gelukt de gekleurde korrels in klassen in te deelen, klassen, die dus elk een eigen genotype vertegenwoordigen. Ook kan het voorkomen, dat een korrel een zeer lichte kleur heeft of slechts gedeeltelijk gekleurd is, doordat een kleurgevende factor ontbreekt en slechts gedeeltelijk vervangen is. Wat voor vervangende factor dit is, is ook

aan Schr. nog onbekend. Een ander bekend verschijnsel is, dat zich vaak gestippelde korrels voordoen. Dit verschijnsel werd reeds door EMERSON verklaard, die constateerde, dat het alleen plaats vond, wanneer de factor R slechts van mannelijke zijde aangevoerd was. Schr. onderzocht ook dit verschijnsel en kwam tot de slotsom, dat voor het gestippeld zijn der maïs-korrels meerdere feiten noodig zijn, en dan wel in de eerste plaats het reeds door EMERSON aangegevene. De andere noodzakelijkheden zijn nog niet met beslistheid aan te geven, maar het is zeer waarschijnlijk dat zij o. a. wel aanwezig zijn in het ras, dat EMERSON „C-tester” noemt en niet in zijn „R-tester”. Tenslotte kan ontstaan „partieele variabiliteit,” namelijk, dat, wanneer aan ééne maïsplant zich twee kolven bevinden, de ééne geheel andere verhoudingsgetallen voor de aleuronkleuren geeft dan de andere. Deze afwijkende verhoudingsgetallen treden op voor alle reeds genoemde eigenschappen, zoowel roode en purpere kleur als gestippeldheid en gedeeltelijke gekleurdheid. Schr. meent dat deze partieele variabiliteit in enkele gevallen tot eenen bepaalden graad erfelijk is. Wat de genetische oorzaak is van deze partieele variabiliteit en in hoeverre de laatste, gewaagde, onderstelling juist is, het zijn beiden vragen, waarop alleen een veel dieper gaand onderzoek antwoord zal kunnen geven.

Het meest belangrijke van het onderzoek is, naast het opwerpen van bovengenoemde vragen, wel de noodzakelijkheid, dié gebleken is, om dergelijke oude schoolvoorbeelden weer eens van wat naderbij te beschouwen, zoo noodig te herzien, en ze te toetsen aan den tegenwoordigen stand der wetenschap.

J. P. BANNIER.

DOYER. J. J. TH., 1920. Proeve van een onderzoek omtrent het familiair en hereditair voorkomen van tuberculose volgens de wetenschappelijke genealogische methode. (Diss. Groningen J. B. WOLTERS 1920. 214 pp. 7 stamb.- en 180 kwartierstaten).

De in den tijd der orthodoxe bacteriologie verkondigde opvatting, dat de bacterie „die alleinige wahre und ausreichende Ursache der Seuchen ist”, is niet bestand gebleken tegen de daarop in den loop der jaren uitgeoefende kritiek.

Een der eersten, die zich op zuiver natuurwetenschappelijke en

theoretische gronden tegen die opvatting heeft verzet, was HUEPPE, die aantoonde, dat de bovengenoemde causale opvatting onhoudbaar was en zijn standpunt o.m. neerlegde in de woorden: „Auf jeden Fall kann niemals etwas als Krankheit in die Erscheinung treten, was nicht im Körper als Anlage vorhanden war und äussere Momente können stets nur diese Anlagen auslösen.”

De aanleg wordt door HUEPPE als de „innere Ursache” beschouwd en het micro-organisme kan volgens hem nooit anders dan als „auslösendes Moment” werkzaam zijn. De beteekenis van den aanleg, van de constitutie wordt daardoor weer op den voorgrond gebracht.

De opvattingen van HUEPPE vonden aanvankelijk niet veel ingang, de laatste 10 à 15 jaren echter zijn anderen gekomen, die de beteekenis der constitutie, van het reageerend orgaan, hebben betoogd en er op gewezen hebben, dat infectie en ziekte geen elkaar dekkende begrippen zijn.

Ook DOYER is tot dat besluit gekomen en het doel van zijn proefschrift is „na te gaan of uit het voorkomen van klinische tuberculose onder eene zekere bevolking kan worden afgeleid het bestaan van een individueel verschil in dispositie, dat langs hereditairen weg wordt overgebracht in op elkaar volgende generaties en zoo tot uiting komt in familiair optreden.”

Onderzoekingen op dit gebied waren ook hier te lande reeds verricht. In 1904 was in het Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde een opstel verschenen van RIETEMA, waarin deze tot de gevolgtrekking kwam: „een gezond mensch uit een gezond geslacht krijgt geen tuberculose”, terwijl in 1916 een rapport verscheen der commissie uit de Nederlandsche Maatschappij tot bevordering der Geneeskunst, in welk rapport de 2<sup>e</sup> alinea der laatste conclusie luidt als volgt: „In hoeverre ook het hereditaire moment een rol speelt is ook uit onze cijfers niet op te maken. Maar naar onze meening blijkt uit de cijfers toch wel, dat aan de heredititeit eenige beteekenis moet worden toegekend voor het acquireeren van tuberculose.”

De dissertatie van DOYER is een omwerking en, door vermeerdering van het feitenmateriaal, een uitwerking van het antwoord op een prijsvraag, uitgeschreven door de Nederlandsche Maatschappij tot bevordering der Geneeskunst.

De Schrijver houdt zich wel voor oogen de beteekenis der infectie en het feit, dat de kans op besmetting niet voor allen gelijk is (beteekenis der expositie).

Juist in verband met de beteekenis der expositie bewijst het familiäre voorkomen allerminst den hereditairen trek in de ziekte. Wanneer men het verschil in expositie zooveel mogelijk kan elimineeren, zal men het bestaan der hereditaire dispositie het best kunnen bewijzen. Dit geldt vooral ook voor de tuberculose, waar de expositie in de verschillende families zooveel kan uiteenloopen. Bij deze ziekte werkt bovendien als compliceerende factor de omstandigheid, dat (waarschijnlijk) een infectie jarenlang latent kan blijven.

De auteur onderwerpt onderzoekingen van anderen op dit gebied aan een kritische beschouwing en met name die, waarin alleen met ouders en kinderen rekening wordt gehouden en andere, waarin bijna uitsluitend zieke familieleden in het onderzoek zijn opgenomen en de gegevens over gezonden niet of onvolledig zijn vermeld.

Hij kan ook niet accoord gaan met WEINBERG, die bij den mensch de statistiek in de plaats van het experiment wil doen treden en merkt met HAGEN op, dat de statistiek nooit de oorzaak leert van een verschijnsel, maar slechts een aansporing geeft om naar de oorzaak te gaan zoeken.

DOYER volgt daarom bij zijn onderzoek de genealogische methode, daarbij wel beseffend, dat bij deze methode de onderzoekingen over vele jaren moeten loopen om resultaten te geven. Den stamboom acht hij voor de behandeling van het herediteits-vraagstuk onbruikbaar, daarentegen geeft de kwartierstaat (Ahnentafel) de gezochte biologische structuur der „vooroudersmassa”, zij het dan ook nog niet volledig (dood door accidenteele oorzaken b.v.) Met de collateralen moet zooveel mogelijk rekening worden gehouden door het aanleggen van aanvullende kwartierstaten.

Door het vooralsnog ontbreken van gegevens omtrent de hoogere ascendenten worden in de praktijk aan het gebruik van den kwartierstaat grenzen gesteld, echter niet aan het kwartierstaat-beginsel. Het streven moet zijn het aantal generaties steeds te vergrooten.

Over het begrip: erfelijke belasting bestaat nog al verscheidenheid van opvatting. Het meest bruikbaar lijkt den Schrijver de bepaling van SCHLÜTER, die onder „belasting” niet anders verstaat





Dan is opvallend, dat het aantal kinderen van tuberculeuse ouders, die aan tuberculose gaan lijden, dikwijls gering is tegenover het aantal kinderen, die gezond blijven (64 staten), slecht 14 staten vormen daarop een uitzondering.

Op dit, naar Schrijvers meening, merkwaardig verschijnsel is ook al gewezen in het vroeger genoemde rapport van de commissie uit de Nederlandsche maatschappij tot bevordering der Geneeskunst. Uit dat rapport blijkt, dat het vooral het oudste en de jongste kinderen zijn, die gevaar loopen aan tuberculose te gaan lijden. Een afdoende verklaring van dit verschijnsel is vooralsnog niet te geven. <sup>1)</sup>

Het betrekkelijk veelvuldig getroffen zijn der jongste kinderen zou mogelijk kunnen samenhangen daarmee, dat, in verband met den gezondheidstoestand van de(n) zieke(n) ouder(s), deze kinderen zwakker dan de oudere ter wereld komen en daardoor een invasie der bacteriën minder goed weerstaan. Ook daarmee, dat voor de later geboren en het expositiegevaar grooter is, doordat een te voren gesloten tuberculose van de(n) ouder(s) open is geworden in het verloop der ziekte.

Bij DOYER is de vraag opgekomen of het ervaringsfeit, dat in

---

<sup>1)</sup> *Opmerking van den Referent.* Het naar verhouding veelvuldig getroffen zijn van het oudste kind is voor tuberculose ook vastgesteld door PEARSON en door HANSEN, voor geesteszieken door HERON, voor misdadigers door GORING, voor bijziendheid door CZRELLITZER, voor dementia praecox door RÜDIN, voor begaafden door WEINBERG. WEINBERG heeft er echter op gewezen, dat in dit eenvoudig constateeren een fout zit, gegeven door het ongelijk getal kinderen der verschillende gezinnen, (in gezinnen met 2 kinderen zijn 50% oudsten, in die met drie 33 1/3 % enz). Om de fout uit te schakelen moet men gezinnen (en liefst groote) met een gelijk aantal kinderen vergelijken of andere methoden toepassen (zie b.v. RÜDIN: „Zur Vererbung und Neuentstehung der Dementia praecox“, blz. 94 e.v.). Het betrekkelijk veelvuldig getroffen zijn der jongste kinderen, zou mogelijk kunnen samenhangen daarmee, dat, in verband met den gezondheidstoestand van de(n) zieke(n) ouder(s), deze kinderen zwakker dan de oudere ter wereld komen en daardoor een invasie der bacteriën minder goed weerstaan. Ook daarmee, dat voor de later geboren en het expositiegevaar grooter is, doordat een te voren gesloten tuberculose van de(n) ouder(s) open is geworden in het verloop der ziekte.

den regel slechts enkele kinderen uit het gezin aan tuberculose gaan lijden, niet beter kan verklaard worden door het aannemen eener erfelijke dispositie dan alleen door verhoogde expositie. Waren wij a priori niet terdege er van doordrongen, dat de tuberculose een infectieziekte is, dan zouden deze gevallen zeer goed overeen te brengen zijn met de moderne erfelijkheidsopvattingen.

Op het eerste gezicht schijnen ook niet met de stricte infectie-theorie in overeenstemming, maar beter verklaarbaar uit het oogpunt van erfelijk zijn der dispositie die gevallen, waarin wij de tuberculose in de verschillende opeenvolgende geslachten zien optreden, niet in de rechte lijn, doch vrij grillig in de zijlijnen of met overspringen van een of meer generaties (73 kwartierstaten).

In al deze gevallen is van een verhoogde expositie binnen het gezinsverband geen sprake; of toch een verhoogde expositie in een ander verband heeft bestaan kan alleen door een zeer nauwkeurige levensgeschiedenis van al die tuberculose-lijders worden uitgemaakt. Een dergelijke levensgeschiedenis is trouwens voor het geheele vraagstuk van het grootste gewicht, de tegenstanders der dispositieleer kunnen steeds weer op de expositie-zijde als op een zwakke plek in de bewijsgronden der andere partij wijzen.

DOYER is in de door hem gevolgde methode reeds voor een deel tegemoet gekomen aan den te stellen eisch van een zoo minutieus mogelijk onderzoek naar de levensomstandigheden der patienten.

Uit de betreffende biographieën blijkt, dat het aantal gevallen van tuberculose, waar geen duidelijke infectiebron is aan te wijzen, niet gering is (35 van de 48). Ook de meergenoemde commissie uit de Nederlandsche Maatschappij tot bevordering der Geneeskunst vond een hoog percentage (n.l. 54%).

Op grond van zijn onderzoek is de schrijver gekomen tot het besluit: Het is onjuist den tuberkelbacil te noemen „de oorzaak” der tuberculose en: het is niet bewezen, dat voor het tot stand komen der tuberculose aan de dispositie slechts secundaire beteekenis toekomt.

Het past ons den Schrijver een woord van lof te brengen voor de nauwgezetheid en de arbeidslust, waarvan zijn proefschrift getuigenis aflegt. Dat de resultaten van het onderzoek niet meer sprekend zijn bewijst slechts hoe moeilijk de materie is, welke hij zich ter bewerking heeft gekozen.

Nog grooter worden de moeilijkheden wanneer gelet wordt op een factor, waarmee in het proefschrift niet is gerekend n.l. op de mogelijkheid van het bestaan van tuberkelbacillenstammen van verschillende virulentie (in het algemeen: met verschillende biologische eigenschappen) en van schommelende virulentie in denzelfden stam.

BENDERS.

FISCHER, ED., 1917. Der Speziesbegriff und die Frage der Spezies-Entstehung bei den parasitischen Pilzen (Verhandlungen der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft. 98. Jahresversammlung. II Teil).

Het erfelijkheidsonderzoek heeft in de laatste jaren ook de discussie over den invloed van het milieu weer levendiger doen worden. Schr. wenscht na te gaan, hoe de nieuwste resultaten van het parasietenonderzoek zich daartegenover verhouden: „Denn gerade bei den Parasieten steht ja ein bestimmter Milieufaktor, nämlich der Wirt, ganz einseitig im Vordergrund“. Hij steunt zijn beschouwingen vooral op de onderzoekingen, die gedurende een twintigtal jaren te Bern verricht zijn; hiervan geeft hij een uitgebreid literatuuroverzicht.

Uitgaande van de steeds verder gaande splitsing der oude soorten, sedert JORDAN's en JOHANNSEN's onderzoekingen, wijst schr. er op, dat — afgezien van de complicaties, die uit kruisbevruchting voortvloeien (volgens schr. een groote uitzondering bij parasitische zwammen) — we hier hetzelfde proces waarnemen: Steeds nauwkeuriger onderzoek voerde tot onderscheiding van kleinere soorten, die echter nog door scherpe kenmerken verschillen; verder dringend vindt men ook hier vormen, die niet meer scherp van elkaar te scheiden zijn, doch die „gleitende Reihen” vormen en dus te vergelijken zijn met JOHANNSEN's zuivere lijnen. Gemakkelijker dan deze zijn ze echter te isoleeren en te onderkennen, doordat ze in den regel streng aan bepaalde voedsterplanten gebonden zijn. „Der Wirt besorgt also hier die Isolierung und Reincultur der einzelnen Linien.” Schr. noemt hiervan eenige voorbeelden, o. a. de door GAÜMANN onderzochte *Peronospora parasitica* (Centralblatt für Bakt. etc. 2 Abt. XLV 1916.) Van meer dan

50 vormen van deze op Cruciferen parasiteerende zwam werden de variatiekrommen der sporen vastgesteld, telkens door 1000 metingen van lengte en breedte. Het bleek, dat ze vrijwel alle uiteenloopen, doch dat ze sterk transgredeeren. De uiterste specialisatie treedt echter op bij die vormen, die uitsluitend van elkaar verschillen in physiologisch opzicht, nl. in de „keus” der voedsterplant. Hierbij valt op te merken: 1°. Tusschen morphologisch onderscheidbare en zuiver biologische soorten kan men geen scherpe grens trekken; in vele gevallen zal bij steeds nauwkeuriger onderzoek (b. v. door de variatiestatistiek) blijken, dat er morphologische verschillen zijn. (Het zou m. i. de voorkeur verdienen in derg. gevallen niet van „morphologische”, doch van „uitwendig waarneembare” verschillen te spreken). Niettemin is schr. overtuigd, dat er ook soorten zijn, die alleen biologisch te onderscheiden zijn. 2°. De biologische verschillen zijn niet in alle gevallen even groot, even scherp. Sommige biologische soorten hebben gemeenschappelijke voedsterplanten, andere niet. Er zijn er, die zich onderscheiden door hun verschillend aantastingsvermogen t. o. van bepaalde planten; men heeft ze wel „kleine biologische soorten” genoemd (A. STEINER). 3°. Ook wat betreft de kring hinner voedsterplanten loopen de biologische soorten sterk uiteen. Zelfs kunnen de biologische soorten, waarin een bepaalde parasietenspecies zich splitst, een zeer verschillende graad van plurivorie hebben. 4°. Er zijn verschillende categorieën van biologische soorten: *a*, waarbij de keus der voedsterplanten vooral door plantengeographische verhoudingen bepaald schijnt te worden; *b*, waarbij er een opvallend parallelisme bestaat tusschen de keus der voedsterplanten en de natuurlijke verwantschap dezer laatsten. In sommige gevallen is dit zeer frappant, zooals b. v. bij de door PROBST bestudeerde *Puccinia Hieracii*. Zulke gevallen hebben wel aanleiding gegeven tot het denkbeeld, dat bij strenge parasieten deze voedsterplantenkeus als criterium voor de verwantschap van deze laatste zou kunnen gelden. Hiermee gaat men echter stellig te ver: Er zijn verschillende fungi, die plurivoor zijn, doch alleen in dezen zin, dat zij uit een aantal uiteenlopende families slechts bepaalde soorten streng uitkiezen.

De vraag rijst nu in hoever ook bij het ontstaan en de wederzijdsche begrenzing van de soorten der parasitische fungi een beslissende invloed aan de voedsterplant is toe te kennen. In dit

verband bespreekt schr. in het kort de ongelijke vatbaarheid van verschillende planten voor bepaalde parasieten en de wijzen, waarop men getracht heeft deze te verklaren. Meer en meer, zegt hij, gaat men hierbij het hoofdgewicht leggen op de „stoffelijke samenstelling.” Dit is m. i. niet gelukkig uitgedrukt; bedoeld wordt blijkbaar de geaardheid van het protoplasma en de daaruit voortvloeiende vitale reacties. Van meer belang, in dit verband, is het ongelijke vermogen van verschillende parasieten op bepaalde voedsterplanten in te werken en zich de stoffen ten nutte maken, die deze bevatten. In dit ongelijke vermogen bestaat het wezen der biologische soorten. Vragen we naar het ontstaan dezer laatsten, dan rijst onmiddellijk de vraag, of bij parasieten veranderingen van dit vermogen kunnen optreden. Schr. hecht veel waarde aan *afwenning* van bepaalde voedsterplanten. Hij wijst op waarnemingen bij de (onder 4°) genoemde soorten en op de proeven van KLEBAHN (met *Puccinia Smilacearum Digraphidis*). Hierdoor kan de parasiet meer en meer gespecialiseerd worden. Ook echter kan voorkomen „*Angewöhnung*”, wennen aan nieuwe voedsterplanten, b. v. door middel van „bridging species”; (voorbeeld hiervan, meegedeeld door FREEMAN en JOHNSON: *Puccinia graminis* van tarwe ging niet over op haver; na een tijdlang op gerst gekweekt te zijn was ze wel in staat haver aan te tasten). Bastardeering tusschen vatbare en onvatbare voedsterplanten kan wellicht aanleiding geven tot uitbreiding van den kring der voedsterplanten. Bij soorten als de bovengenoemde *Puccinia Hieracii* zal men zich moeten voorstellen, dat splitsing en differentiatie van den parasiet met de soortsvorming in den kring der voedsterplant hand in hand ging. Ook bestaat de mogelijkheid, dat de parasiet spontaan veranderingen van zijn aantastingsvermogen ondergaat, zoodat b. v. een sterk gespecialiseerde soort „explosionsartig” zijn boeien zou verbreken en polyphaag wordt om later weer misschien opnieuw te specialiseeren. KLEBAHN (Wirtswechselnde Rostpilze) heeft reeds in 1904 een dergelijk denkbeeld uitgesproken.

Is het nu echter geoorloofd ook bij het ontstaan der morphologisch van elkaar verschillende parasieten een belangrijke rol aan de voedsterplanten toe te schrijven? Een scherpe grens (tusschen morphologisch wel en niet — dus alleen physiologisch — te onderscheiden biologische soorten) is er volgens schr. niet te trekken.

Hij beschouwt de zuiver biologische soorten als „werdende morphologische Spezies”. Men zou nu moeten aantoonen, dat inderdaad de voedsterplant vormveranderend op de parasiet kan inwerken, zoodat er veranderingen optreden, die als soortskenmerken gelden kunnen. Het bewijsmateriaal is hier echter uiterst pover, vooral daar schr. de waarnemingen van LONG en DODGE (volgens welke twee morphologisch sterk uiteenlopende roestzwammen, op de zelfde voedsterplant gekweekt, volkomen gelijk zouden geworden zijn) in twijfel trekt. Ook de waarnemingen van den schrijver zelf geven hier nog slechts weinig steun. Daarentegen kan men wijzen op andere gevallen, waarbij nauwverwante doch morphologisch scherp gescheiden soorten van fungi op eenzelfde voedsterplant voorkomen of althans vrij nauwkeurig overeenstemmen in de keus hunner voedsterplanten. Schr. is echter van meening, dat men desondanks de mogelijkheid van een directen invloed van de parasiet op de voedsterplant niet mag ontkennen. Hij wijst op cultuurproeven met schimmels en gisten, waarbij, behalve physiologische eigenschappen, ook „vormverhoudingen” direct onder den invloed van de chemische samenstelling van het substraat veranderingen kunnen ondergaan, die onmiddelijk „erfelijk gefixeerd” zijn. Op de vraag of we hier met „erfelijk geworden modificaties” of met mutaties te doen hebben gaat hij niet in; hij volstaat er mee te wijzen op het resultaat, waartoe A. HAENICKE komt (*Vererbungs-physiologische Untersuchungen an Arten von *Penicillium* und *Aspergillus*. Zeitschrift für Botanik, Bd. 8, 1916*), dat de bij hoogere planten gebruikelijke „classificatie der veranderingen” bij deze organismen geheel onbruikbaar is. „Das mag auch für die Parasiten gelten”.

VAN DER LEK.

FRANCÉ, R. H., 1920. Der Parasitismus als schöpferisches Prinzip. (Centralblatt für Bakteriologie, etc. II Abt. Bd. 59 p. 54—64, fig. 1—6).

De schrijver wenscht het parasitisme opgevat te zien als het gebruik van een bijzondere levensruimte („Ausnutzung eines besonderen Lebensraumes”), als de „organokole” levenswijze, met twee varianten, de „zoökolie” en de „phytokolie”. Slechts bepaalde

organismengroepen zijn blijkbaar in hooge mate geschikt tot het voortbrengen van parasitische vormen. Evenals er een zeer specifieke planktonfauna en-flora bestaat, zijn ook sommige groepen (bacteriën, zwammen, wormen, bepaalde klassen van insekten en schaaldieren) blijkbaar meer dan andere geschikt tot aanpassing aan de organokole levenswijze. Schr. wijst op talrijke convergentie-verschijnselen („untrennbar von dem Begriff des Lebensraumes”) in zeer verschillende groepen; hieronder zijn vooral ook physiologische convergentieverschijnselen van belang. De sterke specialisatie, zooals men die b.v. bij de roestzwammen aantreft, vindt men terug bij dierlijke parasieten, b.v. bij de lintwormen. Het is evenmin mogelijk *Taenia Solium* van den mensch in den hond tot ontwikkeling te brengen, als *Puccinia tritici* op rogge. Ongetwijfeld hangt dit samen met stofwisselingsprocessen; ook hier convergentieverschijnselen: uit de onderzoekingen van door Cysticercen aangetaste kreeften blijkt, dat we hier evenzeer te doen hebben met afgescheiden agressinen en antistoffen als bij de bacterieziekten der vertebraten. Schr. keert zich in het bijzonder tegen de opvatting als zou het parasitisme in het algemeen leiden tot verval en regressieve metamorfose van de geheele organisatie. Hij meent integendeel: „Die Fortbildungen des Parasitenleibes überwiegen weitestens seine Reduktionen”. Dit geldt niet alleen den lichaamsbouw maar vooral ook de „physiologische Neuerwerbungen”, waarvan men er den laatsten tijd steeds nieuwe ontdekt. (Men denke aan het ferment, dat bij den bloedzuiger de stolling van het fibrinogeen verhindert, de eigenaardige wijze, waarop de darmparasieten in hun behoefte aan zuurstof voorzien, de antidigestiefermenten, waarmee zij zich tegen pepsine en trypsine verweeren, enz.) Het parasitisme bevordert buitengewoon sterk een toename en bijzondere ontplooiing van het voortplantingsleven. A. Looss vond b.v. dat de hoeveelheid eieren door *Ascaris lumbricoides* voortgebracht  $1749 \times$  haar eigen gewicht bedraagt. Schr. berekende, dat een uredospore van de graanroest 300 milliard sporen-nakomelingen voortbrengt (uredo-teleuto-aecidiosporen en nevenvruchtvormen). Hand in hand met de quantitative hyperplasie der geslachtsorganen gaat een rijke differentiatie van het geslachtsleven van de parasieten, in morphologisch en physiologisch opzicht. Er ontstaan nieuwe orgaanvormen (talrijke voortplantingscellen der Uredineen,



het paarsgewijs samenleven van de beide geslachten: sexueel-biologische aanpassing aan de onmogelijkheid het andere geslacht op te zoeken, enz. enz.) Ten slotte wijst schr. er op, dat het totaal van deze progressieve metamorfosen tot een erfelijke afwijking van verandering van de kenmerken moet leiden, dat het parasitisme nieuwe variëteiten, soorten, geslachten schept. Hier, waar het scheppend beginsel bovenal tot uiting moet komen, maakt hij zich wel wat heel gemakkelijk er van af; hij volstaat met te wijzen op de biologische soorten, die men zoowel bij dierlijke als bij plantaardige parasieten heeft leeren kennen en die op de ingrijpende beteekenis van het parasitisme voor het ontstaan der soorten schijnen te wijzen, onverschillig of men ze als „stabilisierte Gewohnheitsrassen” of als „mutanten” beschouwt (zooals b.v. *Puccinia Hieracii*). Het parasitisme is ten onrechte beschouwd als een minderwaardige ontaarding en verval; het is integendeel een van de belangrijkste ontwikkelingsfactoren van de levende natuur.

VAN DER LEK.

FRANZ. V. 1920. Die Vervollkommnung in der lebenden Natur. Eine Studie über ein Naturgesetz. (Jena, G. Fischer 1920. 138 pp.)

Samengeweven met het complex van vraagstukken, dat „het evolutie-vraagstuk” heet, is een ander, meer opzichzelfstaand en toch deelsluitmakend van dit groote geheel: het vraagstuk der volmaking in de natuur. Het begrip der „Vervollkommnung” is een bij uitstek duitsch begrip; het probleem der volmaking in het bijzonder in de duitsche litteratuur behandeld. Zelfs heeft het verschijnsel der „Vervollkommnung” hier een zoo belangrijke plaats weten te verwerven, dat FRANZ, in de bovengenoemde studie het „Vervollkommnungsgeschehen” in het midden plaatst, en er niet alleen een verschijnsel, maar een bepaalde wet, een ontwikkelingswet inziet. Men behoeft het niet daarmee eens te zijn, om het verschijnsel als zoodanig, de waarde toe te kennen van een belangrijk probleem der algemeene biologie. Een probleem, dat zich historisch, filosofisch, natuurwetenschappelijk en sociologisch laat beschouwen en dat aan alle vier kanten bekeken, steeds een andere gedaante toont.

FRANZ begint het historisch te onderzoeken; in de geschiedenis heeft het vraagstuk der Vervollkommnung een rol gespeeld: het was aanvankelijk een vaag begrip, dat bij ARISTOTELES o. a. probeerde op den voorgrond te komen, maar dit nog niet bereikte; gedurende de middeleeuwen kwam het hoe langer hoe meer naar buiten, al was het ook toen nog niet meer, dan een weinig scherp omschreven meening, dat alles wat met de natuur samenhang, van de eenvoudigste anorganische stof tot aan de godheid toe, een grooter of kleiner graad van volmaaktheid toonde. Eerst in den tijd van GOETHE vindt de gedachte der volmaking scherpere omlijning, en het is juist GOETHE zelf, die dit bewerkt. Later wordt door HAECKEL het werk van GOETHE voortgezet; hun pogen, de volmakingsgedachte alléén tot de *levende* natuur te beperken en er een naar natuurwetenschappelijk karakter aan te geven, wordt door FRANZ dermate gewaardeerd, dat hij de „GOETHE-HAECKELSche Vervollkommnungsgedanke als eine naturwissenschaftliche Theorie anerkennen” wil.

Zooals vanzelf spreekt, heeft ook de gedachte der volmaking in de zoo roerige negentiende eeuw kritiek ondervonden: VERWORN, RICKERT e. a. FRANZ meent echter, dat deze kritiek vrijwel uitsluitend het anthropocentrische karakter der volmakingsgedachte betrof, en in zooverre gaat hij daarmee volkomen accoord. Maar dit anthropocentrische karakter is een uitwas van de eigenlijke grondgedachte, die haar kern vindt in twee natuurprocessen: differentiatie en centralisatie. Door het zwaartepunt te leggen op *differentiatie* zonder de *centralisatie* als belangrijk te erkennen, is de biologie een verkeerden weg opgegaan en is het probleem der volmaking op een dood punt gekomen. Het werd een geloofskwestie, doordat de meening: de volmakingsgedachte heeft geen recht van bestaan, niet te weerleggen scheen. En omdat hij grondig overtuigd is van het tegendeel, heeft FRANZ dit boek geschreven en daarin (3<sup>e</sup> hoofdstuk) uiteengezet, op grond waarvan naar zijn meening deze gedachte natuurwetenschappelijk (morphologisch, oekologisch) verdedigd kan worden. Hij is overtuigd, dat de door hem voorgestelde omschrijving van het volmakingsbegrip de vorm is, waarin dit begrip natuurwetenschappelijk voortleven en vruchtbaar zijn kan. Die omschrijving luidt: „Vervollkommnung” ist ein für die Organismenkunde geeigneter Ausdruck ursprünglich aesthetisch.

tischen Inhalts für Erhöhung des Uebergewichts über andere Organismen unter Differenzierung und Zentralisation." Maar tegelijk voelt FRANZ sterk, dat dit „Vervollkommnungsbegriff" voor natuurwetenschappelijk onderzoek lang niet altijd toegankelijk is. „So wertvoll der Vervollkommnungsgedanke für die Entwicklungslehre überall da ist, wo Reihen von auseinander hervorgegangenen Tiere oder Pflanzenformen vorliegen, demnächst wo Tiere eines und desselben Lebensraumes in Wettbewerb miteinander treten, so wenig kann die Naturwissenschaft jeden Organismus mit jedem in Bezug auf Vollkommenheit vergleichen, und würde sie es versuchen, so käme siedamit immer auf ein totes Gleis."

Maatschappelijk is het probleem ook van belang; FRANZ vat dan het menschelijk idealisme samen met de centralisatie, het materialisme met differentiatie, versplintering. En dat hij door zijn beschouwingen hierover in Duitschland menig pessimist door zijn moeilijkheden heen kan helpen, lijkt me niet onwaarschijnlijk.

SIRKS.

---

HARRIS, J. ARTHUR en FRANCIS G. BENEDICT, 1919. A Biometric Study of Basal Metabolism in Man. (Publicatie no. 279 van het Carnegie-Instituut te Washington, Washington 1919.)

In dit werk geven HARRIS en BENEDICT verslag van een reeks onderzoekingen over de basale stofwisseling bij een groep personen en van de uitkomsten van een biometrische analyse der verkregen waarden. Onder basale stofwisseling verstaat men de warmteproductie van het organisme in een toestand van volledige spierontspanning en gemeten 12—14 uur na gebruik van den laatsten maaltijd.

Tot vóór een zestiental jaren heeft men in de biologie bij statistische onderzoekingen steeds een eenvoudige wijze van berekening gevolgd. GALTON en PEARSON zijn de eersten geweest die er op gewezen hebben, dat ter vaststelling van de gemiddelden en van de onderlinge verhoudingen van vele fysische en biologische waarden uit een serie bepalingen, de nauwkeurigheid een ingewikkelde wijze van berekening vereischte. Hun mathematische beschouwingen hebben geleid tot het opstellen van zoogenaamde biometrische formules. De methode door GALTON en PEARSON het

eerst aangegeven, staat bekend als de hoogere statistische of de biometrische methode.

De school, door genoemde onderzoekers gevormd, heeft deze methode in hoofdzaak aangewend bij onderzoekingen over het erfelijkheidsvraagstuk. In de physiologie was zij met een enkele uitzondering nog niet toegepast. Toch worden ook in deze tak der biologische wetenschap vaak onderzoekingen verricht, waarbij de biometrische formules gebruikt behooren te worden, o. m. bij stofwisselingsonderzoekingen. Ondanks een goede techniek en nauwgezette observatie heeft men bij zulke onderzoekingen steeds individuele variaties geconstateerd. Wil men nu de gemiddelde intensiteit der stofwisseling van een groep berekenen, dan dient met de ongelijke beteekenis der individuele variaties voor het totale gemiddelde rekening te worden gehouden. Op nauwkeurige wijze kan dit slechts geschieden door een biometrische analyse. HARRIS en BENEDICT hebben nu bij een serie personen, die als een statistisch type van de bevolking beschouwd kon worden, een reeks bepalingen van de basale stofwisseling verricht. Die bepalingen geschieden bij 136 mannen, 103 vrouwen en 94 pasgeboren kinderen.

Met medewerking van eenige bekwame wiskundigen en voorzien van een zeer moderne techniek (o.m. werd gebruik gemaakt van calorimeters met de nieuwste, door BENEDICT zelf aangebrachte wijzigingen) zijn nu bij de proefpersonen vele physiologische grootheden naast de totale warmteproductie bepaald. Daarna is nagegaan in hoeverre de toepassing der biometrische analyseermethode op de verkregen cijfers leidde tot andere opvattingen over de betrekking tusschen stofwisseling en de onderscheidene physische en physiologische lichaamswaarden (polsfrequentie, lengte, leeftijd, gewicht) dan tot dusverre gehuldigd werden.

Van de belangrijke conclusies waartoe HARRIS en BENEDICT gekomen zijn, noemen wij die over het verband tusschen intensiteit der stofwisseling en het geslacht. Terwijl in den kinderleeftijd tusschen beide geslachten geen verschil gevonden werd, bleek daarentegen op volwassen leeftijd de warmteproductie van den man belangrijk grooter te zijn dan die van de vrouw. Deze uitkomsten zijn in strijd met die van de klassieke onderzoekingen van SONDÉN en TIGERSTEDT, volgens welke de verschillen tusschen de geslachten in den kinderleeftijd scherp en duidelijk, in den loop der jaren

langzamerhand zouden verminderen, om ten slotte geheel te verdwijnen.

Ook aan de zgn. wet van RUBNER, die een directe evenredigheid tusschen lichaamsoppervlakte en warmteproductie uitdrukt en die in BENEDICT's vroegere onderzoekingen reeds aan een uitvoerige kritiek onderworpen is, meenen HARRIS en BENEDICT thans op grond hunner statistische berekeningen niet meer zulk een belangrijke beteekenis te mogen toekennen. Van veel grooter waarde voor de voorspelling van de hoeveelheid geproduceerde warmte bleken te zijn de lichaamslengte, het lichaamsgewicht en de leeftijd. Zij hebben eenige formules kunnen opstellen, waarin deze drie waarden zijn opgenomen en waarmee de basale stofwisseling kan worden berekend. Ten gerieve van latere onderzoekers en van klinici hebben HARRIS en BENEDICT eenige tabellen opgesteld, waarmee hij personen van bekend gewicht, leeftijd en lichaamslengte de theoretische basale stofwisseling kan worden afgelezen. Door vergelijking van de met den calorimeter gevonden waarde kan dan direct gezegd worden of de laatste te hoog of te laag is. De practische, sociale beteekenis van deze berekeningen is hierdoor wel duidelijk.

Van kritiek op het uitvoerige werk van HARRIS en BENEDICT kan hier nog geen sprake zijn. Het mag den auteurs als een groote verdienste aangerekend worden, dat zij een methode, die in de erfelijkheidsleer reeds tot vele belangrijke resultaten heeft geleid, in de physiologie geïntroduceerd hebben. Door de toepassing op stofwisselingsonderzoekingen is aanstonds gebleken, hoe de biometrische methode kan leiden tot geheel nieuwe inzichten en, wat in deze tijden zeker ook van beteekenis is, van welke groote practische beteekenis zij kan zijn.

S. VAN CREVELD.

---

KLEBAHN, H., 1918. Impfversuche mit Propfbastarden. (Flora, Neue Folge, elfter und zwölfter Band; Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von ERNST STAHL; p. 418—430, fig. 1—9).

In verband met de meer algemeene vraag naar de mogelijkheid van een wederzijdschen invloed tusschen de componenten eener chimaere, is het onderzoek naar de vatbaarheid voor aantasting door parasitische zwammen van eenig belang. Men kan vermoeden,

dat ondanks de nauwe levensgemeenschap, de componenten geen verandering van hun vatbaarheid zullen vertoonen; doch t. o. van de periklinaalchimaeren rijst de vraag, wat men zal waarnemen, wanneer een vatbare plant omkleed is met een laag van onvatbare of omgekeerd, wanneer er alleen een oppervlakkige vatbare laag aanwezig is. ED. FISCHER te Bern (Mykol. Zentralbl. 1912, Bd. 1, p. 195) en zijn leerlinge, G. SAHLI (Zentralbl. f. Bakt 1916, 2 Abt., Bd. XIV, p. 264) hebben een onderzoek ingesteld naar het gedrag van *Crataegomespilus Asnieresii* en *C. Dardari* t. o. van *Gymnosporangium clavariaeforme* en *G. confusum*. Schr. heeft nu, daartoe opgewekt door Prof. WINKLER, nagegaan, hoe de *Solanum*-chimaeren, uit nachtschade en tomaat samengesteld, zich gedragen bij infectie met *Septoria lycopersici*, waarvoor de laatste zeer vatbaar, de eerste volkomen onvatbaar is. (Ook met *Cladosporium fulvum* werden eenige proeven genomen; deze, grootendeels mislukt, zijn echter van weinig beteekenis.) *Septoria lycopersici* dringt door de huidmondjes binnen, breidt zich in het mesophyll uit, brengt dit plaatselijk tot afsterven en doet hierdoor gele tot grijsbruine vlekjes op de bladeren ontstaan, waarop zich groepen van pykniden ontwikkelen; zij veroorzaakt hier en daar veel schade aan de tomatencultuur. De proefplanten werden besmet door ze te penseelen of te bespuiten met een sporensuspensie. De gevolgen der besmetting werden macro- en microscopisch nagegaan. Voor de onderscheiding van het tomaten- en nachtschadeweefsel heeft men eenigszins een steun in het feit, dat het tomatenmesophyll rijk is aan cellen met kristalzand; deze cellen grenzen meest aan de palissaden. Behalve de chimaeren werden ook *S. nigrum* en *S. lycopersicum*, waaronder door WINKLER gebruikte stammen, besmet.

De resultaten laten zich aldus samenvatten:

Bij *Solanum tubingenense* maakt de opperhuid van de tomaat het binnendringen van de zwam mogelijk. Zij dringt nog een eind in het nachtschadeweefsel door en kan hier blijkbaar eenige cellen dooden en zich zwak ontwikkelen; het breidt zich echter niet verder uit en vormt geen pykniden. Het blijft nog onzeker of we hier te maken hebben met een — zij 't ook geringe — vatbaarheid der nachtschadecellen, opgewekt door den invloed der aangrenzende tomatenweefsels. Bij *S. proteus* sterke infectie met pyknidenvorming, begrijpelijk, daar zoowel de opperhuid als een groot deel van het

mesophyll uit tomatenweefsels bestaat. Bij *S. Koelreuterianum* ontstaan groote vlekken met pykniden; de epidermis van *S. nigrum* beschut deze plant niet tegen het binnendringen van de *Septoria*-kiembuizen. Door de omstandigheid, dat de zwamdraden slechts door de huidmondjes behoeven te groeien, om dan in het geheel uit tomatenweefsel bestaande mesophyll een geschikten voedingsbodem te vinden, laat zich dit gereedelijk verklaren. Bij *S. Gaertnerianum*, in 1913) geen aantasting; over het geheel schijnt slechts weinig van het bladparenchym tot de tomaat te behooren; dit wordt beschermd door nachtschadeweefsels. (In 1916 waren de resultaten eenigszins anders, misschien te verklaren door „Rückschläge”, of door ongewoon krachtige ontwikkeling van het tomatenweefsel.) Bij *S. Darwinianum* beschut de nachtschade-opperhuid al evenmin als bij *S. Koelreuterianum*; de resultaten zijn overigens eenigszins onzeker, mede in verband met de moeilijkheid van het onderscheiden der weefsels; waarschijnlijk is wel, dat het burdonenweefsel vatbaar is.

KLEBAHN vergelijkt ten slotte zijn resultaten met die, welke door FISCHER en SAHLI verkregen zijn met *Crataegomespilus Asnieresii* en *C. Dardari* t. o. van *Gymnosporangium clavariaeforme*. Ook hier vindt men de vatbare plant binnenin en de onvatbare in 1 resp. in 2 lagen daaromheen. Er is in zoover een verschil, dat de *Septoria* door de huidmondjes binnen komt, terwijl de *Gymnosporangium* de epidermiscellen doorboort. Het blijkt, dat de beide chimaeren, waarbij slechts de opperhuid tot de onvatbare plant geleverd wordt, door deze niet beschermd worden; daar waar twee of meer onvatbare lagen aanwezig zijn (*Crat. Dardari*, *Sol. Gaertnerianum* [1913]) was de plant wel onvatbaar. Op de vraag, of daar waar alleen de epidermis tot de onvatbare soort behoort, deze een zekere vatbaarheid verkrijgt, of wel, dat zij als een weerstand werkt, die overwonnen moet worden, geven de proeven van KLEBAHN evenmin als die van SAHLI een antwoord. Het komt me voor, dat KLEBAHN te weinig nadruk legt op het m. i. vrij belangrijke verschil in de wijze van binnendringen van beide schimmels. Ook rijzen er nog vragen, die men, zoo niet beantwoord, dan toch gaarne gesteld zou zien. Terwijl bij *S. Koelreuterianum* de nachtschade-epidermis niet beschuttend werkt, en dus blijkbaar de sporen er wel op kiemen, maakt de tomatenopperhuid — ofschoon de cellen

zelf daarvan niet aangetast schijnen te worden — een, zij 't ook geringe ontwikkeling in het nachtschadeparenchym mogelijk. Men krijgt dus den indruk, dat de resistentie der opperhuid (juister gezegd: haar afkomst van een resistente plant) geen invloed uitoefent, de vatbare echter wel.

Bij de onderzoekingen van SAHLI blijkt de resistentie der opperhuid eveneens weinig uitwerking te hebben. *Gymnosporangium confusum* is in staat bij *Crat. Asnieresii* de epidermis, bij *Crat. Dardari* zelfs nog een tweede laag van de resistente plant te doorboren. Het eenige wat hier is waar te nemen, is een vertraging van de aantasting, die zich b.v. uit in een latere vorming der aecidien. Het bevreemdt mij, dat in dit verband noch SAHLI, noch KLEBAHN de vraag gesteld hebben: Wat gebeurt er wanneer de sporen op de resistente plant gebracht worden? Dit immers zou misschien veel licht kunnen werpen op de verschijnselen bij de chimaeren.

VAN DER LEK.

RABAUD, E, 1919. Recherches sur l'hérédité et la variation. Etude expérimentale et théorie physiologique. (Bull. Biol. de la France et de la Belgique. Supplément I. 313 pp. 1919).

Het Laboratoire d'évolution, stichting van de stad Parijs en aan de Sorbonne ten gebruike gegeven voor onderzoekingen op het gebied van experimenteele biologie, gevestigd te Parijs (3 Rue d'Ulm) staat onder leiding van den hoogleeraar in de zoölogie M. CAULLERY; daar werken ook andere onderzoekers, o. w. ETIENNE RABAUD, die zich de laatste jaren (sedert 1909) zeer intensief heeft beziggehouden met het fokken van muizen op groote schaal. In het bovengenoemde boek geeft RABAUD verslag van zijn onderzoekingen en beschrijft hij zijn resultaten; hij doet echter meer en wel heeft hij de beschrijving van zijn muizenkruisingen uitgewerkt tot een uitvoerige verhandeling over zijn algemeene standpunt ten aanzien van moderne erfelijkheidsvragen; van een zuiver onderzoeksverslag is zijn werk uitgedijd tot een studiewerk, dat principieele punten behandelt. En het standpunt, dat RABAUD daarin inneemt, is zoozeer afwijkend van de tegenwoordige opvattingen, die in de genetica



algemeen heerschen, dat het werk daarom alleen de moeite van het kennis nemen waard is.

Beginnend met een inleiding, geeft RABAUD hierin een beschrijving van het materiaal, waarmee hij werkte, van de methoden die hij toepaste, een uiteenzetting van enkele erfelijkheidstheorieën, die een rol in de geschiedenis gespeeld hebben, en een beschouwing over de factorenanalyse, zooals ze tegenwoordig wordt toegepast.

Het eigenlijke boek valt in twee stukken uiteen: een critisch exposé der verkregen feiten en een algemeene interpretatie daarvan. De feiten, door RABAUD meegedeeld, hebben betrekking op haar-kleuren, vlekking, pootluxatie, verkleuring op bepaalde leeftijd, hyperdactylie, staartkleurloosheid, e.a. En onder die feiten zijn er, die belangrijk genoeg zijn, omdat ze op het eerste gezicht in scherp conflict schijnen te zijn met de gewone opvattingen van mendelsplitsing. Een enkel voorbeeld: Een bepaalde stam van wildkleurmuizen, in wilden staat gevangen, gaf met andere wildkleurindividueën of met albino's, van zwarten afstammend, steeds weer wildkleur; met albino's van geelbruine (fauves) afstammend, echter reeds in  $F_1$  splitsing: grijze en donkergele; terwijl individuen van dezen stam onderling gepaard steeds weer grijze geven, welke altijd in dezelfde combinaties een splitsende  $F_1$  leveren. Een dergelijk geval van wildgevangen dieren, die met al hun nakomelingen steeds heterozygoot schijnen te zijn, is ontegenzeggelijk van belang en op grond van de mededeelingen, die RABAUD erover geeft, zie ik geen kans om dit zoo terstond met behulp van de kleurfactoren die bij muizen bekend zijn, te verklaren. Zoo zijn er meer voorbeelden in RABAUDS resultaten, die niet naar een voor de hand liggende verklaring zijn te voegen. En daarom is het jammer, dat de schrijver zijn ontegenzeggelijk interessant materiaal niet rijker gedocumenteerd en, ik zou haast zeggen, nuchterder heeft bekend gemaakt; hij geeft een *critisch* exposé en daarmee ook, zoodra een enkel resultaat wordt meegedeeld, dat niet-mendelistisch lijkt, terstond een lange critische beschouwing over de verschillende mogelijkheden van verklaring.

Wanneer een kruisingsresultaat gevonden wordt, dat niet onmiddellijk mendelistisch uitgelegd kan worden, kunnen we heel gemakkelijk een andere beschouwing opstellen, die mooi lijkt, maar

veel minder controleerbaar is. Maar dat is m. i. niet de weg, om een stevige basis te vormen voor een erfelijkheidstheorie. RABAUD heeft een standpunt en een zeer vaststaande opvatting van het erfelijkheidsvraagstuk, een opvatting waarvan de kern in de volgende woorden besloten ligt: „L'hérédité n'est donc que la persistance d'une constitution sarcodique définie, en fonction des conditions extérieures: l'hérédité porte sur les deux termes du complexe organisme  $\times$  milieu.” (p. 305). Dat standpunt is onwrikbaar en doet hem, hier en daar met een supérieure minachting, neerzien op pogingen van mendelistische zijde, om afwijkende resultaten in een, zij het wat gewrongen, mendelistisch schema te plaatsen.

De bezwaren van te ver doorgevoerd mendelisme moeten we onvoorwaardelijk toegeven; ik heb reeds meermalen erop gewezen, dat het strenge mendelisme geen afgod worden mag, maar aan den anderen kant is de weg, dien RABAUD bij zijn kritiek inslaat, m. i. niet de juiste. Het complex „organisme  $\times$  milieu” is vaag en verleidelijk; overal waar schematisch mendelisme ons in den steek laat, kan het milieu met zijn wonderwerking worden te hulp geroepen om ons uit de moeilijkheden te redden. En het komt me voor, dat RABAUD zeer sterk onder den invloed staat van het verleidelijke dezer verklaringswijze, getuige enkele van zijn argumenten, die ik hier vermelden en weerleggen wil:

1<sup>e</sup>. Afwijkend van alle mendelsplitsingen zijn natuurlijk in het bijzonder de van het begin van hun ontstaan af constante intermediaire bastaarden. En dus komt het uitnemend in de lijn van ieder, die het mendelisme als niet van algemeene beteekenis wil beschouwen, deze constante intermediaire bastaarden op den voorgrond te halen. Dat doet RABAUD dan ook in hooge mate. Hij citeert *Hieracium*-kruisingen als voorbeelden daarvan, op gezag van MENDEL, maar negeert alle daarin optredende apogamie volkomen. Hij noemt verder: de *Salix*-bastaarden van WICHURA, zonder het werk van HERIBERT NILSSON te noemen, de *Dianthus*-hybriden van GAERTNER zonder vermelding van WICHLERS weerlegging, de constantheid van mulatten, zonder DAVENPORTS onderzoekingen dienaangaande te citeren. En indien door mendelisten het bestaan van constante intermediaire bastaarden aangevallen wordt, dan maakt RABAUD er zich vanaf door de miskennende woorden: „Ils ne démontrent pas, ils ne prouvent pas, ils affirment seulement”

(p. 49). Dat RABAUD de onderzoeken der mendelisten niet kent, is hun schuld niet.

2<sup>e</sup>. Op grond van het feit, dat de dieren gevangen waren in een streek, waar geen andere muizen gefokt werden en dat ze morphologisch-anatomisch niet van gewone wilde muizen te onderscheiden waren, neemt RABAUD aan, dat de wildkleur-individuën, die met witte gepaard, een tweevormige  $F_1$  gaven, desondanks een zuiver ras vormen „une race physiologique tout aussi pure que la race commune”. De gegevens voor de zuiverheid van dit ras zijn toch wel wat heel zwak en vallen tegenover de in  $F_1$  blijkende en *bewezen* onzuiverheid, geheel weg. Indien men nu toch vasthoudt aan de „pureté de race”, dan kan men zodoende licht tot resultaten komen, die niet mendelistisch uitgelegd kunnen worden.

3<sup>e</sup>. In zijn bespreking van mendelistische onderzoeken geeft RABAUD deze lang niet altijd juist weer. De koppeling van blauwe bloemkleur met langwerpig pollen en roode bloemkleur met rond pollen gaf in BATESON's werk de eigenaardige verhoudingen der combinanten: 226 BL, 95 Bl, 97 bL en 1 bl. Hierop laat RABAUD volgen: „La proportion est donc 2 : 1 : 1 (bl étant tout à fait négligeable), qui diffère essentiellement des proportions habituelles. Dans d'autres cas, les proportions sont 3 : 1 : 1 : 3 ou 1 : 3 : 3 : 1 ou encore 7 : 1 : 1 : 7 ou 1 : 7 : 7 : 1 pour des croisements entre variétés différant par deux caractères, et même 15 : 1 : 1 : 15; — 31 : 1 : 1 : 31; — 63 : 1 : 1 : 63 au lieu de: 9 : 3 : 3 : 1, donnée par MENDEL et admise comme caractéristique la plus fréquente des dihéterozygotes.” (p. 34) Een dergelijke verwarring van afwijkende getallenverhoudingen onder de *individuen* eener  $F_2$ -generatie en afwijkende frequenties van bepaalde *gameten* is toch wel wat heel zonderling. En zoo zal LOTSY ook wel verbaasd zijn, indien hij op grond van zijn mededeeling op de IV<sup>e</sup> Conférence de génétique in 1911 zich gerangschikt ziet onder „plusieurs naturalistes, avec LOTSY et PLATE prenant pour point de départ des données anciennes, admettent que le croisement entre espèces de genres différents produit des hybrides d'aspect intermédiaire, mais constant; que le croisement entre espèces de même genre produit également des hybrides d'aspect intermédiaire, mais ne se maintenant pas dans les générations subséquentes; que le croisement entre simples variétés suit exactement les règles de MENDEL, uniformité des hybrides de première génération, disjonctions

des individus à partir de la deuxième génération" (p. 290). Indien op een dergelijke wijze geciteerd wordt, dan wordt daarmee het goed vertrouwen op schrijvers nauwgezetheid wel eenigszins geschokt.

Dit zijn enkele punten, die sterke aanwijzingen geven, dat RABAUD de moderne mendelistische litteratuur niet objectief heeft doorgewerkt; het geheele werk maakt den indruk, van de vooraf bij den schrijver, zij het wellicht onbewust, vaststaande opvatting uit te gaan: indien van biologische verschijnselen een eenvoudige, exakt-mathematisch getinte verklaring gegeven wordt, dan *kan* deze verklaring niet juist zijn, want biologische verschijnselen zijn niet eenvoudig. Hij is begonnen met een vooroordeel tegen het moderne mendelisme en dit vooroordeel was zoo sterk, dat hij de bezwaren (die er ongetwijfeld nog talrijke zijn) heeft uitgemeten tot in het onbepaalde en daardoor de goede dingen, die het mendelisme ons gegeven heeft, niet heeft weten te waardeeren.

Zooals ik echter in het begin zeide, is desondanks het boek de moeite van kennismaking meer dan waard, omdat *het* groote gevaar voor mendelistische genetici m.i. is: te gelooven dat nu ook alle moeilijkheden opgelost zijn.

SIRKS.

---

SLYE. MAUD, 1920. The relation of inbreeding to tumorproduction: studies in the incidence and inheritability of spontaneous tumors in mice. (The Journal of Cancer Research, January 1920.)

Op grond van een groot aantal onderzoeken is de schrijfster tot de gevolgtrekking gekomen, dat de kanker een recessief erfelijke ziekte is, afhankelijk van één factor. De kruisingen van manifest zieke dieren met andere gaven resp. 100 0/0, 50 0/0 en 0 0/0 zieke nakomelingen al naar de samenstelling (RR, DR, DD) van het dier, dat met het zieke werd gepaard.

In verband met hare bevindingen geeft schrijfster den raad, dat personen, in wier familie carcinoom is geconstateerd, slechts zullen huwen met leden van families, waarin geen kanker voorkomt en dat mannen en vrouwen, die van kanker zijn geopereerd, zullen zorg dragen geen nakomelingen (meer) te verwekken.

BENDERS.

STOUT, A. B., 1919. Intersexes in *Plantago lanceolata* (Bot. Gaz. LXVIII 1919. p. 407—426).

Zooals in de laatste jaren zich zoovelen, voorafgegaan door GOLDSCHMIDT, afwenden van de theorie, dat bij de overerving van het geslacht het X-Chromosoom steeds eene allesoverheerschende rol zou spelen, zoo blijkt het duidelijk, dat ook STOUT bij zijn conclusies omtrent geslachtsdifferentiatie in 't geheel niet meer de waarde van een „broad biological law” aan deze theorie kan hechten. Hij tracht zijn verklaringen geheel te vinden bij processen van physiologischen en chemischen aard, en bij de gevolgen van, morphologisch te verklaren, werkingen. In deze opvattingssfeer is hem het feit, dat *Plantago lanceolata* eene buitengewoon groote geslachtsdifferentiatie vertoont, welke zeer zeker niet met de oudere z.g.n. metabolische geslachtstheorieën te verklaren is, als zeer belangwekkend voorgekomen en daarom heeft hij deze geslachtsdifferentiatie nader onderzocht.

Er bleek bij deze *Plantago* eene bijna onafgebroken rij van vormen te zijn, waarin het geslacht zich voordoet, beginnende bij zuiver mannelijk hermaphroditisme, dus planten, die de vrouwelijke geslachtsorganen wel bezitten, maar waarbij deze absoluut impotent zijn, tot geheel vrouwelijke vormen toe, waarbij de mannelijke organen niet alleen hun functie verloren hebben, maar zelfs tot bladachtige deelen vervormd zijn. De vormen zijn het makkelijkst in te deelen in drie klassen en wel: 1° de eerste vorm van hermaphroditisme met kiembaar pollen en weinig of in 't geheel geen zaadontwikkeling; 2° de tweede vorm van hermaphroditisme met pollen, dat niet alleen in vorm en grootte onderdoet voor dat van den eersten vorm, evenals trouwens antheren en filamenten ook, maar dat tevens geen kiemkracht bezit, terwijl het wel zeker is, dat de stempels tot het uitoefenen van hun functie in staat zijn; en tenslotte 3° vrouwelijke vormen. Deze laatste klasse vertoont wel groote differentiatie in ontwikkeling van de meeldraden, maar tot pollenvorming komt het nooit. In éénzelfde bloeiwijze kunnen vaak de bloemen een verschillenden vorm van geslachtsorganenontwikkeling bezitten, zelfs komt het voor, dat in eene bepaalde bloem de meeldraden niet allen tot denzelfden graad ontwikkeld zijn.

STOUT duidt het optreden van dit geslachts-heteromorphisme

aan als „intersexualiteit" naar analogie van de vondsten, die o. a. GOLDSCHMIDT bij *Limantria* en BANTA deden. In analogie hiermede is ook, en dat spreekt zeer voor de onderstelling, dat zich hier hetzelfde verschijnsel voordoet, dat mannelijkheid en vrouwelijkheid met elkaar in correlatie staan, zóó, dat bij sterkere ontwikkeling van het ééne geslacht het andere in meer gereduceerden vorm optreedt. De ontwikkeling van één bepaald geslacht is dus o. a. het gevolg van het meer of minder sterke optreden van het andere, dus het is afhankelijk van voorwaarden, die niet onmiddellijk met de eigen geslachtelijkheid verbonden zijn. Een geval als van *Plantago lanceolata* toont duidelijk aan, dat de vormen van intersexualiteit zeer zeker eene aanvulling zijn voor de open ruimte tusschen hermaphroditisme en tweehuizigheid. Schr. komt, en dit is ook het doel van zijn onderzoek, tot de conclusie, dat mannelijkheid en vrouwelijkheid beiden zetelen in alle somatische cellen van den sporophyt; de geslachtsbepaling is ten slotte maar een verschijnsel van somatische differentiatie, die het gevolg is van processen van groei en ontwikkeling onder specifieke voorwaarden. Werkelijke tweehuizigheid bestaat niet; in het uiterste geval is het ééne geslacht slechts totaal onderdrukt. Met RIDDLE meent Schr., dat geslachtsbepaling kan geschieden door het optreden van chemische verschillen in de samenstelling van een orgaan onder verschillende voorwaarden.

Het feit, dat Schr. hier kennelijk gewerkt heeft met een vooropgesteld doel, doet geenszins af aan de belangrijkheid van de gevonden verschijnselen. Of echter uit deze uitkomsten zoo verstrekkende conclusies getrokken mogen worden, als STOUT dat zeer positief doet, is een andere zaak. Wel geven zij eene niet geringe zekerheid, dat de geslachtschromosomen-theorie tot het verklaren der intersexualiteitsverschijnselen niet toereikend is. Ver blijven zij er echter ook van af, tastbare bewijzen te zijn voor de verklaring, die STOUT en GOLDSCHMIDT aan de geslachtsbepaling willen geven en, hoezeer zij ook aansluiten aan de hoofdgedachte dezer verklaring, zal er nog zeer veel vaags en ondoorgrondelijks in moeten opgehelderd worden, voor zij als volmaakt bewijsmateriaal gebruikt mogen worden.

J. P. BANNIER.

---

TISDALE, W. H., 1917. A study of the nature and inheritance of wilt resistance. (Journal of Agric. Research, Vol. XI p. 573—603; 3 platen en 8 tekstfiguren.)

Bij betrekkelijk weinig plantenziekten heeft men een nauwkeurig onderzoek ingesteld naar de oorzaken van de resistentie (respect. vatbaarheid) t. o. van de betrokken parasiet, die men bij individuele planten, bij rassen of soorten kan waarnemen en naar het genetisch gedrag van de factoren, die resistentie of vatbaarheid bepalen.

Een zoodanig onderzoek is door TISDALE ingesteld bij de „verwelkingsziekte” van het vlas veroorzaakt door *Fusarium lini*, een ziekte, die in sommige streken van de U. S. groot nadeel aan de vlascultuur toebrengt: „In America the flax industry has been forced rapidly westward, owing to the loss from wilt”. BOLLEY vond de oorzaak van de ziekte en slaagde er in door selectie, gebaseerd op individuele variatie in weerstandsvermogen, resistente rassen te kweken. Schr. stelde zich nu ten doel. 1e na te gaan hoe *Fusarium lini* de vlasplant binnendringt, 2e te onderzoeken of de parasiet ook de resistente planten binnendringt, 3e de betrekking te bestudeeren tusschen de zwam en de weefsels van vatbare en van resistente vlasplanten, 4e de overerving na te gaan van weerstandsvermogen tegen *Fusarium lini* bij hybridisatie. Voor dit laatste onderzoek is het vlas zeer geschikt, omdat het zich goed in de kas laat kweken, zijn ontwikkeling vrij snel voltooit, zich gemakkelijk laat kruisen; doordat de voorwaarden voor infectie gemakkelijk verwezenlijkt kunnen worden en door het feit, dat zeer resistente en vatbare rassen beschikbaar zijn. Schr. constateerde: *Fusarium lini* komt het vlas binnen door de wortelharen, door jonge opperhuidscellen, door stomata van zaailingen en misschien ook door wonden. Zij dringt in verschillende weefsels van de vatbare plant door en veroorzaakt de „flaxwilt”. Hij vond verder (in hoofdzaak hetzelfde resultaat, waartoe ik kwam bij een onderzoek van een door *Verticillium* veroorzaakte vaatziekte van verschillende planten), dat de ziekte zich niet — zooals gewoonlijk wordt aangenomen — laat verklaren uit een verstopping der vaten. Men moet de „verwelkings”-verschijnselen toeschrijven aan de gecombineerde werking van een aantal factoren, waaronder de

beschadiging van het wortelstelsel (vernietiging van een groot deel der wortelhaartjes) vermoedelijk de belangrijkste is.

De resistentie wordt blijkbaar bepaald door de wijze waarop het parenchym reageert op de zwaminvasie. Ook in de resistente plant dringt de zwam binnen; zij prikkelt deze tot celdeeling en kurkwandvorming in cellen grenzend aan de aangetaste, maar is niet in staat de weefsels ver binnen te dringen door de volgende oorzaken: 1e is vermoedelijk de (permanente) chemische samenstelling van de resistente plant van dien aard, dat ze nadeelig is voor de zwam; 2e het protoplasma van de resistente plant is vermoedelijk gevoeliger dan dat van de vatbare, zoodat het sneller reageert met processen, die weerstandsvermogen tegen „wilt” veroorzaken; 3e de prikkeling tot nieuwe celdeeling en het afzetten van kurklagen op de bestaande celwanden, waardoor een barrière schijnt gevormd te worden tegen het verder doordringen van de hyphen.

Bij het onderzoek naar de overerving der resistentie bij kruising van vatbare en resistente rassen vond de schr., dat het weerstandsvermogen blijkbaar door meerdere factoren bepaald wordt; een eenvoudige getalverhouding werd nooit gevonden. Het bepalen daarvan wordt echter bemoeilijkt, doordat het weerstandsvermogen blijkbaar sterk beïnvloed wordt door omstandigheden (bij hogere temperaturen, zooals b.v. de zomertemperatuur in de kas is zelfs het meest resistente ras niet geheel immuun) en het is niet mogelijk steeds den invloed dezer factoren uit te schakelen. Uit het onderzoek der nakomelingschap bleek, dat er een groot onderscheid bestaat in de „individualiteit” (bedoeld wordt blijkbaar: een groot genotypisch verschil, onder gewone omstandigheid niet tot uiting komend in het individu zelf) tusschen de planten van ieder ras, wat betreft hun weerstandsvermogen. Van sommige kruisingen was de  $F_1$  bijna geheel resistent, van andere geheel vatbaar, weer andere stonden er tusschen in; bij vatbaarheid was er verschil op te merken wat betreft de mate en de tijd van ziek worden, vergeleken met den vatbaren ouderstam. Schr. meent de resultaten van zijn breed opgezet en blijkbaar zeer nauwkeurig onderzoek aldus te kunnen verklaren: Het resistente ras is verkregen door selectie onder bepaalde, „normale” omstandigheden en de resistentie berust op een aantal factoren. Onder de „normale”



omstandigheden zullen bijv. de factoren A. B en C vereischt zijn om de plant resistentie te geven. Vermoedelijk zijn alle planten van een resistent ras homozygoot t. o. van deze factoren, gegeven het feit, dat onder normale omstandigheden splitsing een uitzondering is. Worden echter de omstandigheden moeilijker („more severe”), dan is er een zekere mate van splitsing waar te nemen bij de planten van een resistent ras, zooals bleek bij de cultuur in de kas (zie boven, invloed der hoogere temperaturen). Onder deze omstandigheden zullen meer factoren, D. E., enz. vereischt zijn om de plant resistentie te verleen. Daar het ras niet onder deze omstandigheden gewonnen werd, is het ook niet homozygoot t. o. van deze factoren; zij kunnen geheel afwezig zijn, of wel een of meerdere te gelijk aanwezig, homozygoot of heterozygoot. Onder de afwijkende omstandigheden is dan reeds in  $F_1$  splitsing te verwachten; eenvoudige getalverhoudingen kunnen niet voor den dag komen. Schr. komt tot de gevolgtrekking, dat het bij een onderzoek naar de overerving van het weerstandsvermogen noodzakelijk is van te voren de ouderstammen aan een nauwkeurig onderzoek te onderwerpen, onder omstandigheden, die de ziekte in hooge mate bevorderen. De resistente ouder, die voor de kruising gebruikt wordt moet op geïnfecteerenden grond gekweekt zijn; men dient alle mogelijke voorzorgen te nemen, dat de omstandigheden bij de verschillende kruisingsproeven zooveel mogelijk gelijk zijn.

VAN DER LEK.

# EENIGE RESULTATEN VAN HET OENOTHERA- JAAR 1920,

door J. P. Lotsy.

## I. DE GEZAMENLIJKE OORSPRONG DER OPGETREDEN LINEARIS-VORMEN.

In 1914 werden van enkele *Oenothera biennis*-planten, die aan de spoorbaan te Almen groeiden, de zaden verzameld en in 1915 te Bennebroek uitgezaaid. Een der daaruit ontstane *biennis* planten (no. 9.1.) werd den 10<sup>den</sup> Augustus 1915 gecastreerd en den 12<sup>den</sup> daaraanvolgende bestoven met pollen van *Oenothera Lamarckiana* 1915. 5.11, opgegaan uit zaad uit den Hortus te Leiden, dat oorspronkelijk van DE VRIES afkomstig was.

Het uit deze kruising verkregen zaad werd in 1916 uitgezaaid en gaf een, uit *bienni-velutina*'s en *bienni-laeta*'s bestaande, F<sub>1</sub>. Van één dezer *biennivelutina*'s nl. van no. 125.1 werd zelfbevrucht zaad verzameld en 150 dezer zaden werden in 1918 sub 3 F uitgezaaid. Slechts 20 dezer zaden kiemden, van welke 6 zeer licht geelgroen gekleurde rozetten vormden, die wij daarom voor



Fig. 1. *Oenothera linearis* 1918 3 F 8.  
Genetica II.

identiek met de door DE VRIES beschreven *albida*'s hielden, te meer waar zij zich, evenals deze, het eerste jaar niet verder ontwikkelden. De overige waren alle *biennivelutina*'s met uitzondering van ééne, zeer smalbladige, plant die wegens dit kenmerk den naam *O. linearis* kreeg.

Alle andere door ons uitge-  
zaaide *biennivelutina*'s, zoo-

wel uit de cultuur 125 als uit de cultuur 128, waren, afgezien van de bloemgrootte, schijnconstant, zoodat het leek alsof alleen de *biennivelutina* no. 125.1, die de cultuur 1918 3 F gaf, „muteerde”.

Het aantal gekiemde zaden is in vergelijking tot het aantal uitgezaaide, zooals de volgende tabel toont, echter veel te gering om de conclusie te rechtvaardigen dat alleen deze en geen der andere door ons onderzochte *biennivelutina*'s in staat zou zijn „albida” of *linearis*-vormen voort te brengen.

Naam en nummer der moederplant:		Aantal uitgezaaide zaden:		Gekiemd:
<i>biennivelutina</i> 1916	128.2	1918 (sub 3 A)	150	15
„	128.4	„ ( „ 3 B)	150	5
„	128.9	„ ( „ 3 C)	150	1
„	128.10	„ ( „ 3 D)	150	14
„	128.11	„ ( „ 3 E)	150	7
„	125.1	„ ( „ 3 F)	150	20
„	125.2	„ ( „ 3 G)	150	17
„	125.3	„ ( „ 3 H)	150	22
„	125.4	„ ( „ 3 I)	150	20
„	125.5	„ ( „ 3 J)	150	24

Het optreden van smalbladige, van *linearis*-vormen, blijkt dan ook geenszins tot *biennivelutina* 125.1, ja zelfs niet eens tot het linneon *biennivelutina* beperkt te zijn.

Wij kregen toch eene *linearis*-vorm uit de kruising *murivelutina* 1916 134.4  $\times$  *biennivelutina* 1916 128.4, nl. de hier onder afgebeelde *O. linearis* 1918 no. 17 B9, wat er op wijst, dat ook *biennivelutina* 1916 128.4 in staat is gameten af te splitsen, die smalbladige vormen in het leven roepen.



Fig. 2. *O. linearis* 17 B 9.



Fig. 3. *O. linearis* 1918 18 F.

Een andere smalbladige vorm trad op bij zelfbevruchte *O. fallax* der cultuur 1918 no. 18, nl. *O. linearis* 1918 18 F (zie Fig. 3)

Deze cultuur was verkregen uit zelfbevrucht zaad van *O. fallax* 1916 123.4, die het product was van de reciproke kruising van de *Oenotheren*, waaruit de bovengenoemde *biennivelutina's* waren ontstaan, nl uit de kruising *O. Lamarckiana* 1915 5.11  $\times$  *O. biennis* 1915 9.1.

Het vermogen om *linearis*-vormen voort te brengen, was dus reeds aan de voorouders der planten, bij welke dit opgemerkt werd, eigen en dus misschien — zeer waarschijnlijk zelfs — ook wel aan nog andere dan de beide *biennivelutina's* 125.1 en 128.4 bij welke wij dit konden constateeren.

Aan welke dier voorouders nu, aan *O. Lamarckiana* of aan *O. biennis*?

Het feit dat wij ook uit 128.4 *O. linearis* gekregen hebben, geeft ons daaromtrent geen uitsluitsel want deze 128.4 heeft natuurlijk zoowel *O. biennis* als *O. Lamarckiana* onder haar voorouders en wel beide van denzelfden stam, want 128.4 had als „grootvader.” *O. Lamarckiana* 5.12, een „broeder” van de *O. Lamarckiana* 5.11, die de grootvader van 125.1 was. De grootmoeder was *O. biennis* 1915 10.1, evenals 1915. 9.1 (de grootmoeder van 125.1) van de spoorbaan te Almen afkomstig.

Wel echter werpt de cultuur 1918 33 A licht op de gestelde vraag.

Deze toch had tot moeder *O. biennis* 1916 127.1 een kind van *O. biennis* 1915 9.5, (weer van de spoorbaan te Almen afkomstig) en tot vader geen *O. Lamarckiana* maar *O. muricata* 1917 68.2 die — als rozet — den 5 April 1917 te Zandvoort verzameld werd. In deze cultuur nu trad, als no. 33 A 50 de fraaiste *linearis*-vorm op, die wij hebben aangetroffen en die wij — wegens haar ster-vorm — *O. linearis stellaris* hebben genoemd. (Fig. 4).

Hieruit is geen andere conclusie mogelijk dan deze:

*O. biennis* van de spoorbaan te Almen bezat kryptomeer alle factoren, die noodig waren om *linearis*-vormen in het leven te roepen.

Daarmede is natuurlijk niet gezegd, dat de vier door ons beschreven *linearis*-vormen identiek zijn; zij zijn dit — hoewel het helaas, doordat alle te gronde gingen vóór zij zaad zetten, niet mogelijk was hun constitutie door bastaard-analyse te onderzoeken — wel zeker niet, maar zij hebben één of een aantal factoren, nl.

die welke de hun allen eigene smalbladigheid veroorzaken, gemeen en deze stammen af van de *biennis* van de spoorbaan te Almen, uit welker kruising zij zijn ontstaan.

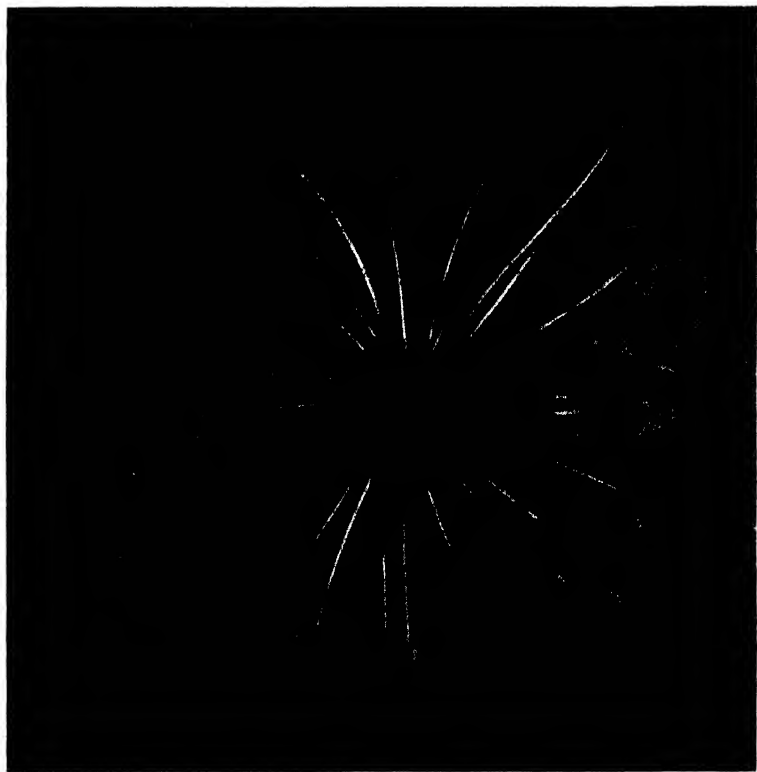


Fig. 4. *O. linearis stellaris* 1918 No. 33 A 50.

Een dergelijk geval hebben wij kunnen constateeren bij *O. epilobioides*.

## II. DE GEZAMENLIJKE OORSPRONG DER OPGETREDEN EPILOBIOIDES-VORMEN.

Een vorm, die wij, om dadelijk aan te geven redenen, *O. epilobioides* hebben genoemd, is in onze culturen 3 maal opgetreden en wel in 1918 in een kruising van *O. murivelutina* × *muricata*, in 1919 in een kruising van *O. murilaeta gigas* × *murivelutina*





en in 1920 in een cultuur van nakomelingen van een zelfbevruchte bonte tak eener sectoriaalbonte *Oenothera biennivelutina*. Van een dezer *O. epilobioides*, nl. van de in 1919 ontstane, kon de schijnbestendigheid worden aangetoond.

Zoo op den eersten blik lijkt het alsof tusschen den oorsprong der *epilobioides*-vormen uit de *muri*'s en de *bienni*'s geenerlei verband kan bestaan en toch blijken zij, zooals achterstaande stamboom toont, gelijke afstamming te hebben.

Van de *O. epilobioides* 25 B 81, merkten wij (Genetica I, p. 47) reeds op, dat dit wel de eigenaardigst segregont is, die wij aangetroffen hebben. Zoowel aan mijn assistent, den heer GOEDEWAAGEN, als aan mij viel dadelijk iets *Epilobium*-achtigs in deze plant op, wat met het oog op de „verwantschap” tusschen *Oenothera* en *Epilobium* van voldoende belang is om, door den aan dezen vorm te geven naam, daarop de aandacht te vestigen, wat wij dan ook gedaan hebben.

De plant, die pas opgemerkt werd nadat ze doorgeschoten was, was gekenmerkt door:

1°. haar lange rozetten — en onderste stengelbladeren, die belangrijk langer zijn dan de overige stengelbladeren.

2°. de opvallend rose kleur van alle stengeldeelen en de omgebogen stengel-toppen, zoowel als door de uiterst korte, grijsgroene bladeren. Bij geen enkele andere *Oenothera* hebben wij zulke korte bladeren aangetroffen.

3°. de roode stippels op de stengeltoppen.

4°. de zeer korte bloemknoppen met roode strepen, zoowel op de sepala als op het hypanthium.

5°. de zeer kleine, bijna schermvormig geplaatste bloemen van de grootte van die van *muricata*.

6°. de stijl, die iets langer is dan de helmraden en de dikke stempels.

7°. de zwak-rood overlans gestreepte vruchten.

8°. het weinige pollen.

De plant is zoo afwijkend, dat wij van haar een gekleurde afbeelding (plaat 3) en een photographie (fig. 5) geven, genomen op het tijdstip toen zij in vollen bloei was.

De in 1919 opgetreden *O. epilobioides* 103.1 was de eenige plant, die in de kruising *murilaeta-gigas* 13 B 4  $\times$  *murivelutina*



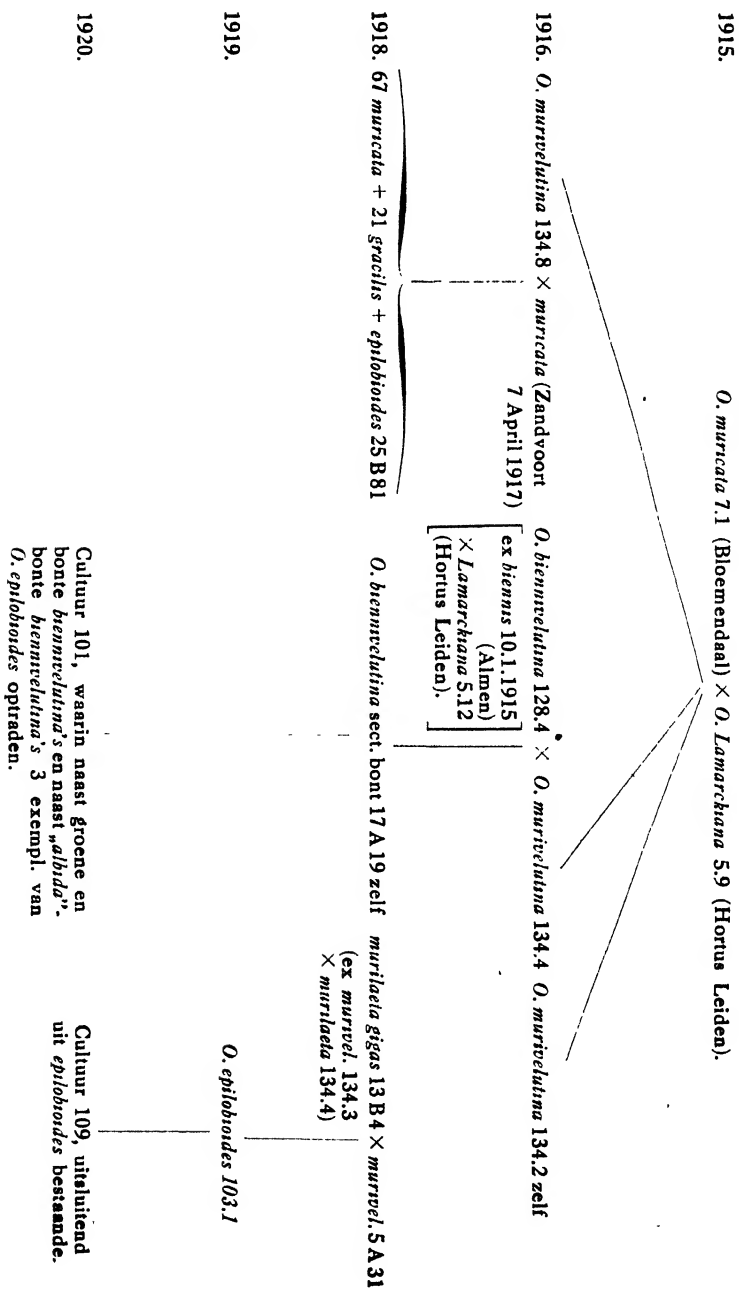




Fig. 5. *Oenothera epilobioides* 1918 25 B. 81.

5A 31 optrad, andere *murilaeta-gigas* exemplaren nl. 1918 4A 26, 1918 4B 40; 1918 4B 56 en 1918 4C 19 gaven met *murivelutina's* gekruist een aantal verschillende vormen zoodat, indien meer individuen in deze kruising tot ontwikkeling waren gekomen, wij daaronder ook zeker andere vormen dan *epilobioides* zouden hebben aangetroffen.

De beschrijving van deze plant in 1919 gemaakt luidt :

stengel : rood gestippeld op rozen grond.

kelk : breed donkerrood gestreept.

hypanthium : bruinrood.

petalum : 2.3 c.M. lang, bij 2.9 c.M. breed.

stijl : zeer kort.

stempellappen : 4—6, dik.

vrucht : 4 roode strepen.

pollen : rijkelijk.

bladnerf : wit.

bloem : klein.

De plant, die *geen* omgebogen top had stond ongunstig in de schaduw van de haar omringende hogere *Oenotheren* en wij schreven hare geringe ontwikkeling verleden jaar aan deze omstandigheid toe. Of dit juist is, waag ik nog niet te beslissen, wel zijn haar nakomelingen (cultuur 109. 1920) ook allen klein, maar ook deze stonden weer in de schaduw hunner hogere burens.

De nakomelingen van deze 103.1 (cultuur 1920 no. 109) ten getale van 13 waren alle *epilobioides* en geleken, zooals de figuren 6 en 7 toonen, sprekend op de moeder.

Ook zij maakten den indruk zwakke planten te zijn, bleven klein en van de 13 kwamen slechts 6 in bloei. Van een van deze n.l. van 109-12 werd verzuimd de kenmerken te noteeren, van de overige, van welke no. 109.3 een bijzonder slecht ontwikkeld exemplaar met slecht ontwikkelde bloemen was, geeft het volgende tabelletje de kenmerken en maten, waarbij wel in het oog moet gehouden worden, dat de planten op zeer verschillende tijdstippen in bloei kwamen en beschreven werden, wat o. a. op het anthocy-aangehalte en ook op de stijl-lengte, zooals wij uit ervaring weten, belangrijken invloed heeft, daar deze zeer modificeerbaar zijn.

<i>O. epilobioides</i>		109.1	109.2	109.3	109.6	109.10
Rozetbladeren		smal				
middennerv		wit				
bladmoes		grijsgroen, vrij vlak.				
Stengeltop		violet-rood, gestippeld.				
Stengelbladeren						
middennerv		wit				
bladmoes		grijsgroen, met zeer duidelijke witte nerven.				
Bloemknop						
sepala		$2.1 \times 0.5^1)$	$2.1 \times 0.5$	$1.8 \times 0.4$	$1.4 \times 0.4$	$2.2 \times 0.5$
		donkerrood, door 2 zeer breede roode strepen.	a. v.	a. v.	a. v.	a. v.
1e Bloem						
petala		10 Aug.	10 Aug.	6 Aug.	31 Juli.	20 Juli.
		$2.3 \times 3.3$ a.d. top onregelmatig in- gesneden.	$2.2^1 \times 3.3$	$1.6 \times 1.9^3)$	$2 \times 2.7$	$2.1 \times 3.1^4)$
hypanthium		$2.7 \times$ bijna 0.3, rood, behaard.		$2.5 \times 0.2$ rood.	3 rose aangel. behaard.	2 a. v.
filament		$\approx 5 \times$ lengte stijl.		$\pm 2 \times$ lengte stijl.	$\pm 3 \times$ lengte stijl.	$\pm 1/2$ lengte stijl.
stijl		zeer kort.		a. v. dikker dan filament.	zeer kort.	iets dikker dan fil.
stempels		6, dik, kort, dicht bepoeierd.		4, ieder uit 2 versmol- ten, daard. zeer dik.	5, dik, kort, stijf geel, dicht bepoeierd.	6, stijf geel, dicht bepoeierd.
Vrucht		4 roode strepen.	a. v.	a. v.	a. v.	a. v.

1) Alle maten in c.M. 2) als voren. 3) Slecht ontw. bloem. 4) 1 trimere bloem, echter met 7 stamina, op 7 Aug.

Vergelijkt men nu deze verschillende *epilobioides*-vormen met elkaar dan blijken zij *niet* gelijk te zijn.



Fig. 6. *O. epilobioides* 1919. 103.1.

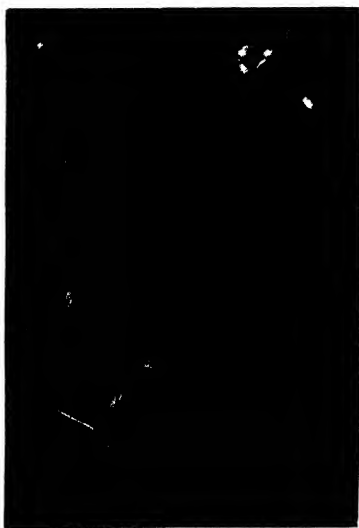


Fig. 7 *O. epilobioides* 1920. 109.

*O. epilobioides* 1918 25 B 1 had een gebogen top, die zij ongetwijfeld aan de *curvans*-kern van haar vader, die *muricata* was, te danken had.

Ware *O. epilobioides* 1919 103.1 met haar identiek, dan zou *muri-laeta gigas* 1918 13 B 4 een *curvans*-eicel moeten hebben gevormd, wat zeer wel mogelijk is (van een *muri-laeta* kon bewezen worden, dat zij soms *curvans*-eicellen vormt), maar dan moest deze *epilobioides* ook een gebogen top hebben gehad, wat zij niet had.

Het is dus zeer veel waarschijnlijk, dat de *epilobioides*-habitus niet van den *muricata*-vader, maar

van de *murivelutina*-moeder van no. 25 B 81 afkomstig is, waarvoor de omstandigheid spreekt, dat een „broeder” van deze *murivelutina* de grootvader van *epilobioides* 1920. 101 en een „zuster” van deze de moeder van *epilobioides* 1919. 103.1 was.

De *epilobioides*-vormen, welke in de cultuur 1920. 101 optraden kwamen weer met *epilobioides* 103.1 overeen, wat niet behoeft te verwonderen, daar ook hun de *curvans*-kern ontbrak.

Wij mogen dus wel aannemen, dat de *murivelutina*'s uit de kruising der *muricata* van Bloemendaal met *O. Lamarckiana* 5.9 uit den Hortus van Leiden ontstaan, in staat waren, zoowel in hun eicellen als in hun pollen gameten te vormen, die de *epilobioides* habitus veroorzaakten, dat datzelfde vermogen hetzij aan het pollen, hetzij aan de eicellen der *biennivelutina* 1918 17 A 19, die een dochter van een dier *murivelutina*'s was, eigen was, en dat die habitus behouden bleef, onverschillig of die, den *epilobioides*-vorm veroorzakende, gameet zich met een *curvans* dan wel met een *velans*-gameet verbondt; zoo dit juist is, zou:

*Epilobioides* 1918 25 B 1 eene verbinding zijn van *epilobioides-causans*  $\times$  *curvans*.

*Epilobioides* 1919 103.1 eene verbinding zijn van *epilobioides-causans*  $\times$  *velans*.

*Epilobioides* 1920 ex 101 eene verbinding zijn van *epilobioides-causans*  $\times$  *velans*.

Ook hier hebben wij dus weer het *epilobioides* kenmerk, dat in zeer verschillende culturen optrad, tot aan deze culturen gemeenschappelijke voorouders kunnen nasporen.

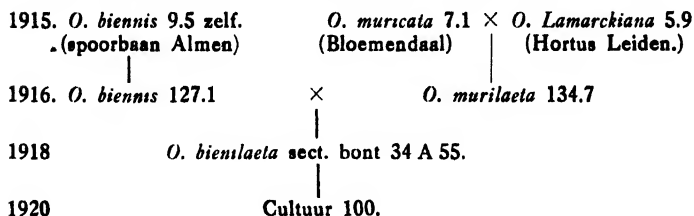
Nu zal de lezer zich herinneren, dat bij ons vorig voorbeeld van zoodanige opsporing van den oorsprong van een in het oog vallend kenmerk, van het *linearis*-kenmerk, bleek, dat de *biennivelutina* cultuur, die de *linearis* 1918 3 F 8 opleverde, ook zeer licht groen gekleurde rozetten, zoogenaamde *albida*-bonte, opleverde en waar wij nu zien, dat naast onze *epilobioides* uit de cultuur 101 ook *albida*-bonte *velutina*'s optraden, lag het voor de hand de vraag te stellen of de bontheid, die bij meerdere onzer culturen optrad soms ook tot haar oorsprong vervolgd kon worden.

### III. DE GEMEENSCHAPPELIJKE OORSPRONG DER BONTE VORMEN.

De bonte vormen, die wij dit jaar in cultuur hadden waren:

*Cultuur 100*, *O. biennilaeta* sectoriaal bont 1918 34 A 55 zelf.

Deze *biennilaeta* 34 A 55 had de volgende afstamming:



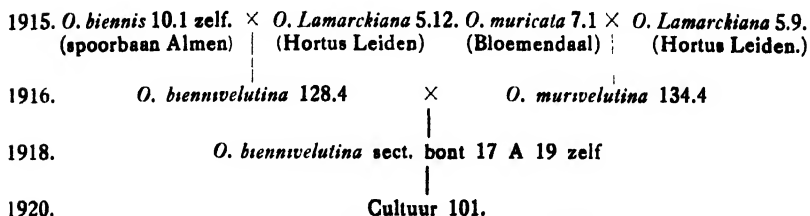
Deze cultuur 1920. 100 omvatte 31 planten, van welke de laatste spoedig stierf; van de rozetten waren 23 groen en 8 bont en wel: aureabont 2 nl. 100.11 en 100.15.

geelbont 6 nl. 100.3, 100.27, 100.28, 100.29, 100.30 en 100.31.

Later ontwikkelde 100.11, naast de groene en aureabonte ook geelbonte takken, terwijl 100.15 behalve groene alleen aureabonte takken vormde met uitzondering van één geel streepje op één blad midden in het bladmoes.

*Cultuur 101*. *O. biennivelutina* sectoriaal bont 1918 17 A 9 zelf.

Deze *biennivelutina* 17 A had de volgende afstamming:



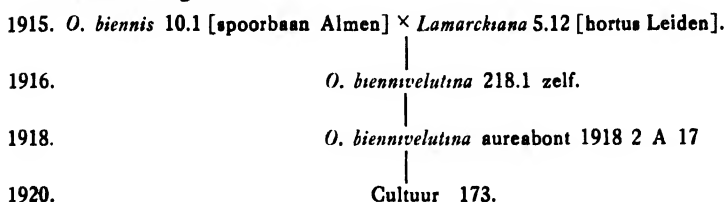
Deze cultuur 1920. 101 gaf 35 groene *biennivelutina*'s, één (101.8) in hoofdzaak groene, die echter later aan den top aureabont werd en die, aan één tak, lager aan den hoofdstengel, 1 blad met een aureabonte helft maakte, 15 waren *albida* achtig bont zooals de 6 rozetten in de cultuur 1918 3 F, die ook de *linearis* 3 F 8 (fig. 1) leverde en de overige 3 waren de reeds behandelde *O. epilobioides*.

*Cultuur 173*. *O. biennilaeta* aureabont 1918 2 A 17 zelf.

Deze cultuur gaf 26 groene *biennilaeta*'s, 1 geelbonte *biennilaeta*

(173.10) en 1 tusschenvorm (waarover later) tusschen *biennilaeta* en *biennivelutina* (173.4).

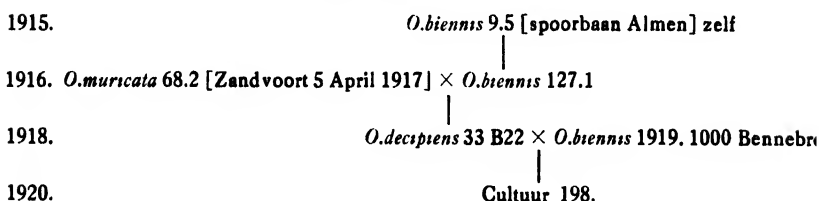
De afstamming was:



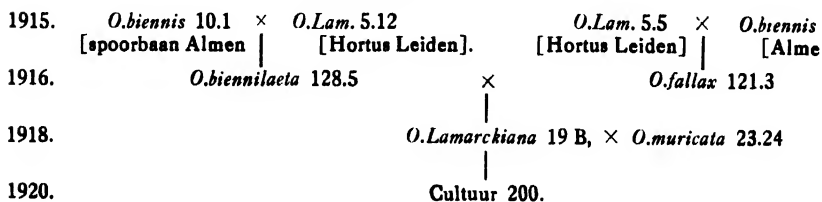
Al deze „bonte” culturen stammen dus of van *Oenothera biennis* van de spoorbaan te Almen.

Ook in de culturen, waarin *dit* jaar voor het eerst bont werd waargenomen, fungeerden de *O. biennis* van de spoorbaan te Almen als voorouders nl. in de culturen 198, 200 en 201, waarvan hier de stamboom volgen.

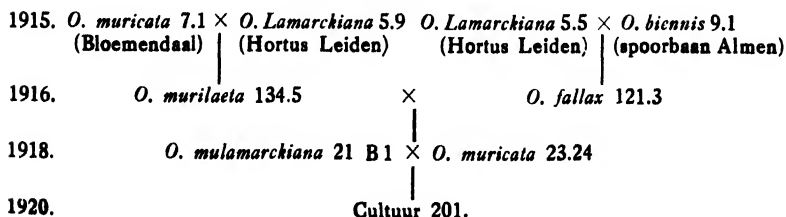
Cultuur 198.



Cultuur 200.



Cultuur 201.



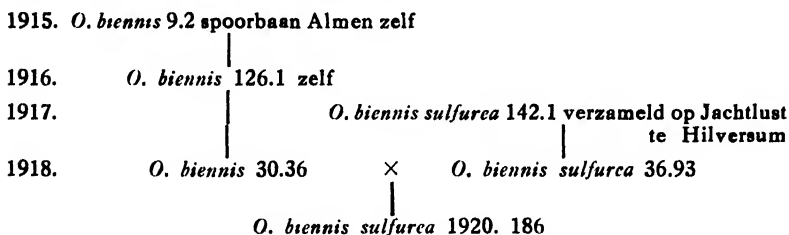


*Wij weten dus nu reeds, dat noch de linearis-vormen, noch de bonte vormen, mutanten waren van de culturen waarin zij optraden, maar dat de factoren, die de smalbladigheid veroorzaken, evenals die, welke bontheid verwekken reeds cryptomeer in de biennis-groep, die spontaan aan den spoorweg te Almen groeide, aanwezig waren*

#### IV. DE GEMEENSCHAPPELIJKE OORSPRONG DER NIEUWE SULFUREA-VORMEN.

Wij cultiveeren sinds eenige jaren *O. biennis sulfurea*, welke afstamde van exemplaren van dezen vorm, die in 1917 op Jachtlust van JHR. SIX te Hilversum, dus op de klassieke vindplaats van DE VRIES' *Oenotheren* groeide. Tusschen twee haakjes zij opgemerkt, dat zij daar vrij algemeen is.

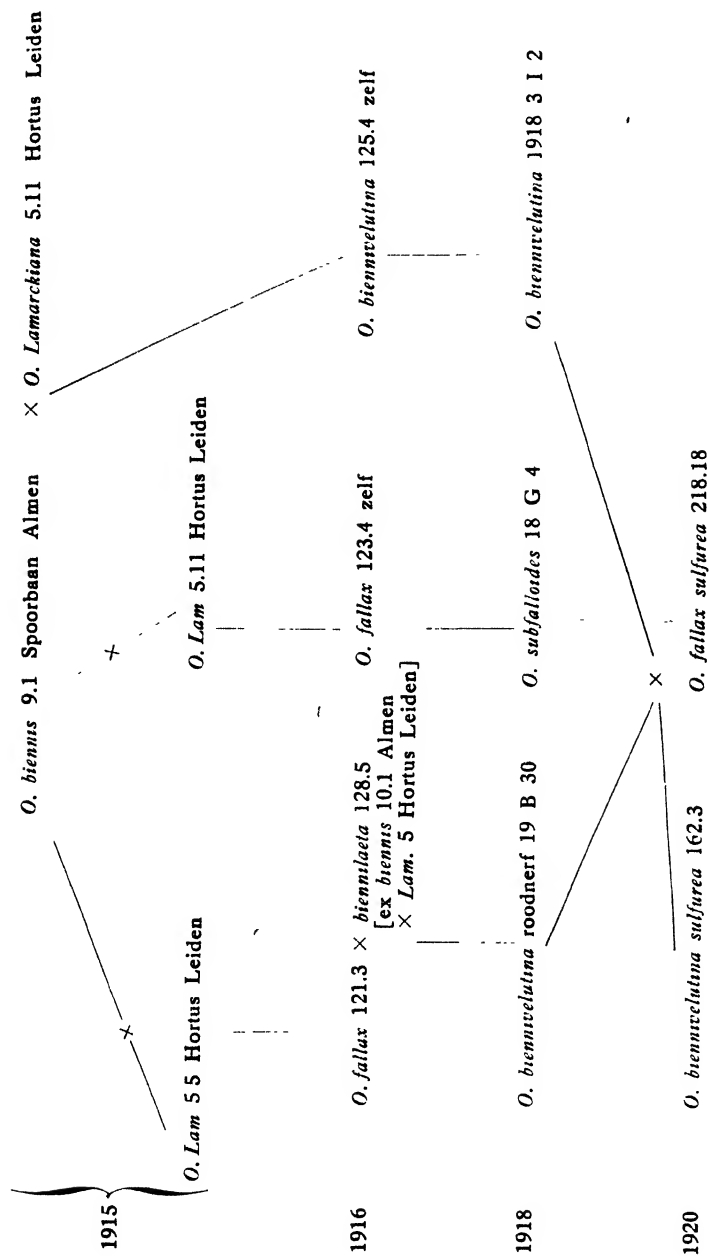
Dit jaar werd zij o. a. voor kruising met *O. biennis* gebruikt, welke cultuur dus deze afstamming had:



Toen nu dit jaar in onze culturen een „*biennivelutina sulfurea*” en een „*fallax sulfurea*” optraden, lag het voor de hand aan te nemen, dat deze die *biennis sulfurea* van Jachtlust onder hun voorouders zouden tellen.

Tot mijne verrassing bleek dit echter niet het geval, maar bleken deze nieuwe *sulfurea*’s hun oorsprong weer in de *biennis* groep van de spoorbaan te Almen te nemen, zooals de stamboom op p. 495 toont en wel in *O. biennis* 9.1.

*Het blijkt dus, dat de biennis-groep te Almen niet alleen cryptomeer de factoren voor smalbladigheid en voor bontheid, maar ook die voor sulfurea-kleur bevat en dit doet de vraag opkomen of er soms ook verband tusschen bontheid en sulfurea-kleur kan bestaan of beide misschien ook beschouwd kunnen worden als uitmendelende recessiven, waarbij „wit” de extreem recessieve factor van donkergroen, sulfurea de extreem recessieve factor van donkergeel zou kunnen zijn.*



Wie *Oenotheren* gedurende langen tijd heeft waargenomen moet het opvallen dat zoowel de groene kleur der bladeren als de gele bloemen in verschillende nuancen, in verschillende graden van intensiteit, voorkomen.

Zoo is bv. *O. gracilis* veel donkerder groen dan *O. murivelutina* en zijn de bloemen van deze bv. veel donkerdergeel dan die van *O. Lamarckiana*. Om te bepalen of men „wit” als de extreem recessive vorm van groen, *sulfurea* als de extreem recessive vorm van geel mag beschouwen, moet men in de eerste plaats aantoonen, dat er overgangen tusschen donkergroen en wit, tusschen geel en *sulfurea* bestaan. Het laatste is het moeilijkste omdat ons oog klaarblijkelijk lang niet zoo gevoelig is voor de verschillende nuanceeringen van geel als voor die van groen, om van die van rood te zwijgen. Met een tintometer, zooals die onlangs door dr. H. Bos te Wageningen gewijzigd is, zullen echter m. i. zonder twijfel bij *Oenothera* belangrijke verschillen in intensiteit van het bloemengeel niet alleen geconstateerd kunnen worden, maar ook onder cijfers worden gebracht; voor het groen hebben wij zulke verschillende overgangen tusschen donkergroen en wit, dit jaar kunnen vaststellen.

## V. VERSCHILLENDE GRADEN VAN GROEN.

De cultuur 200 van dit jaar: *O. Lamarckiana* albicansplasma 19B 1  $\times$  *O. muricata* 23.24 gaf 134 blauw-violetten rozetten, van welke 9 Juni aangeteekend werd: „verwacht kan worden: velanscurvans = *gracilis* en gaudens curvans = *coerulea*; nog te jong om te onderscheiden”.

Later bleek, dat zich inderdaad twee verschillende typen uit deze rozetten ontwikkelden echter geen *gracilis* en *coerulea*, maar twee vormen, zoo dicht bij elkaar staande, dat ik de eene *gracilis*, de andere *gracilis diluta* heb genoemd.

De typische *gracilis* heeft een bladbreedere en donkerder gekleurde rozet dan *O. gracilis diluta* (vergel. Fig. 8 en Fig. 9) en ontwikkelt zich tot een forsche donker groene plant met donkermahonihout-roode sepala (behalve het groene kroontje aan den top van den bloemknop en de groene basis), terwijl *gracilis diluta*, veel lichter groen is, bepaald chlorophyllgebrek heeft, en dientengevolge veel kleiner blijft dan *O. gracilis*, zich minder vertakt, geelgroene,

slechts aan de zonzijde lichtrose aangeloopen sepala heeft, nauwelijks haar bloemen opent, maar toch wel vrucht zet; zij schijnt in vrij sterke mate cleistogaam te zijn, en valt ten slotte ten offer

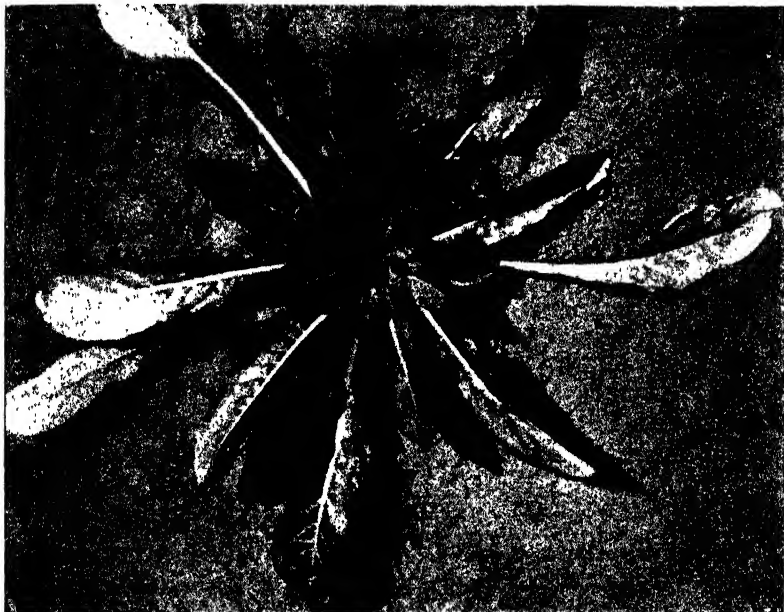


Fig. 8. *O. gracilis*.

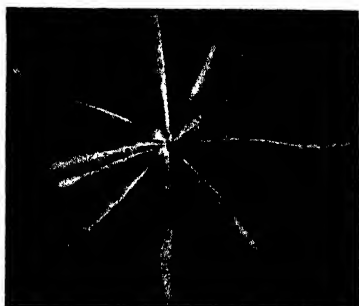


Fig. 9. *O. gracilis diluta*.

aan schimmels, meestal voor zij haar zaden heeft kunnen rijpen, wel tengevolge van de door haar chlorophyll-armoede veroorzaakte geringe resistentie.

In onze culturen verhieldden zich de *gracilis* tot de *gracilis diluta*'s als 60 : 64.

In de kiembakjes waren behalve groene kiemplantjes ook 72 witte, die spoedig te gronde gingen en waarvan tot dusverre

aangenomen werd, dat zij de *gaudens-curvans* combinatie (*coerulea*) zouden zijn.

In het licht van het hier verkregen resultaat kunnen zij echter ook wel extreem-bonte „*gracilis diluta*” zijn geweest, want die *gracilis diluta* is, zooals uit haar geel en groen gestreepte



Fig. 10. Bloeiende top van *O. gracilis diluta* 200.101.

vruchten blijkt, toch wel als één der stappen op den weg der bonteheid te beschouwen.

Vroég in het jaar komen de bloemen tot volle ontwikkeling, later openen zij zich, zooals wij reeds opmerkten, niet meer.

*Gracilis diluta* is dus een chlorophyll-arme, onder de omstandigheden, waaronder zij op-groeide, overwegend cleistogame vorm met bonte vruchten.

Precies denzelfden vorm verkregen wij in de cultuur 201, waarin eene *O. Lamarckiana* rigensplasma 21 B 1 met *muricata* 23.24 werd gekruist.

Deze cultuur gaf geen enkele normale „*gracilis*, doch uitsluitend *gracilis diluta*'s (80 ex.)” terwijl in de kiemschalen 85 witte kiemplantjes werden aangetroffen, die spoedig te gronde gingen.

Later werden in de cultuur 203 *gracilis diluta*'s aangetroffen, die zich veel beter ontwikkelden, een hooger chlorophyllgehalte bezaten dan de hier beschrevene, echter een geringer dan dat van echte *gracilis* en dus wel 1 of meer chlorophyll factoren meer dan *gracilis diluta*, minder dan *gracilis* bezaten. Onderstaande photo (fig. 11) geeft een indruk van de verschillen tusschen deze 3 typen.

Het optreden dezer verschillende gradatie's in chlorophyll gehalte, dat zich, zooals wij dadelijk zullen zien, ook bij *coerulea*'s voordoet kan wel op geen andere wijze verklaard worden dan door aan te nemen, dat voor donkergroene bladkleur een aantal factoren noodig zijn, die zich in bastaarden evenzoo gedragen als de factoren voor donkere bloemkleur d. w. z. mendelen; „wit” is dan

de extreem recessive combinatie; „bont” zijn tusschen donkergroen en wit liggende combinaties.



Fig. 11. Links *gracilis diluta* 200. 123, in het midden *gracilis* 200. 4, rechts „*gracilis diluta*” 203. 11.

Alvorens verdere voorbeelden van „tusschenvormen” te behandelen, moet iets gezegd worden over den oorsprong der cultuur 203, die de krachtigere *gracilis-diluta*'s gaf.

In 1918 werd in de proef 16 B het kruisingsresultaat van een *O. murivelutina* ♀ met een *O. biennilaeta* ♂ verkregen. Dit bestond uit 72, ten deele zeer grootbloemige, *murilaeta*'s en 16 *Lamarckiana*'s van welke echter het meerendeel opvallend kleinbloemig was, zoodat men ze haast voor witnervige *fallax*-planten zou aanzien. Enkele dier „*Lamarckiana*'s” waren echter grootbloemig, maar deze vertoonden zekere *laeta*-kenmerken, en waren soms moeielijk te classificeeren. Een opvallend voorbeeld van zoo'n moeielijk te classificeeren exemplaar is, zoo teekenden wij toen aan, No. 16 B 65, die men als een *murilaeta* met *Lamarckiana*-bloemen zou kunnen karakteriseeren. Het was gekenmerkt (zie *Genetica* I p. 39) door;

1e. de voor *Lamarckiana* te gladde en te groene rozettenbladeren, die aan die van *laeta-gigas* doen denken;

2e. de witte nerven der rozetten, zoowel als der stengelbladeren;

3e. de gestippelde stengels;

4e. het ontbreken of hoogstens flauw aangeduid zijn der strepen op de kelkbladeren en het gele hypanthium;

5e. de in alle opzichten op die van *Lamarckiana* gelijkende bloemen;

6e. den duidelijken *Lamarckiana* achtigen (langen) stijl en de graciele stempellappen van deze;

7e. de duidelijk roodgestreepte vruchten;

Zelfbevrucht zaad van deze plant, die voortaan wegens zekere eigenschappen, die zij wel aan haar *murivelutina*-moeder ontleend heeft, *mulamarckiana* zal worden genoemd werd dit jaar sub n<sup>o</sup>. 202 uitgezaaid.

Cultuur 1920 202 *O. mulamarckiana* rigens-plasma 16 B 65 zelf.



Fig. 12. Rozet van (*O. mulamarckiana* 202.25.

De habitus van de rozet, van de pas in bloei komende plant en van de bloeiende toppen der oudere planten toonen de photo's Fig. 12, 13 en 14.

De cultuur bestond uit 35 plan-

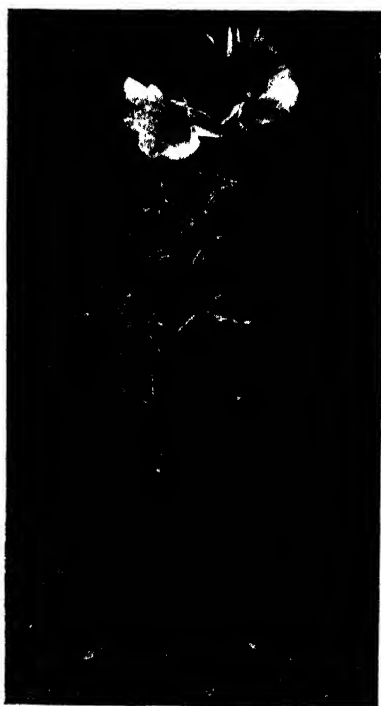


Fig. 13. *O. mulamarckiana* 202.26, pas in bloei komend.

ten, alle *mulamarckiana*'s<sup>1)</sup> met bloemen waarvan de lengte der



Fig. 14. Bloeiende toppen van *O. mulamarckiana* 202.2 en 202.3; in het midden, op den achtergrond, een bloeiende top van *O. gracilis diluta* 203.3.

petala om 4, de breedte van deze om 5 cM. schommelde, zooals onderstaande graphische voorstelling toont.



Fig. 15. Breedte en lengte der petala der *mulamarckiana*-cultuur 1920. 202.

De bloemen waren wederom echte *Lamarckiana*-bloemen met lange stijlen, onderscheidten zich echter van onze gewone *Lamarckiana*'s door de zuiver gele sepala, die hoogstens laat in den herfst een spoorje van een dun rood streepje vertoonden. Rozet en bladeren, die wat getordeerd waren (er lag een „slag” in) deden evenwel meer aan die van *murilaeta* dan aan die van *Lamarckiana* denken, zoodat er wel geen zuivere *velans* en *gaudens* gameten tot vereeniging zijn gekomen, maar gameten die een van beide één of meer andere chromosomen bezaten.

Onder de door *mulamarckiana* gevormde gameten moeten er

1) Ieder van deze vormde minstens 1 pentamere bloem, waarover in een later artikel.



toch echter weer geweest zijn, die tenminste zeer dicht bij *veldns* en *gaudens* stonden, want in de cultuur 203 traden, zooals wij reeds



Fig. 16. *O. coerulea* 203.59.

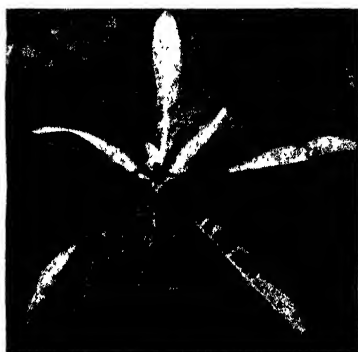


Fig. 18. *O. gracilis diluta* 203.18.



Fig. 17. *O. coerulea* bont 203.61.  
terloops opmerkten „*coerulea's*” en „*gracilis*” na kruising met *muricata* op.

Cultuur 203. *O. mulamarchiana* rigensplasma 16 B 65  $\times$  *muricata* 23.24.

In het rozettenstadium werden 169 *gracilis*-rozetten op 96 *coerulea*-rozetten geteld, van deze kwamen 166 *gracilis* en 93 *coerulea* tot vollen wasdom; onder de *coerulea* rozetten was 1 bonte.

Later konden worden onderscheiden:

*O. gracilis* 71

*O. gracilis diluta* 95

*O. coerulea* 57

*O. coerulea diluta* 36

Een *gracilis-diluta* is reeds op Fig. 12 (de rechtsche plant) afgebeeld; zij is, zooals wij reeds opmerkten, veel krachtiger dan de *gracilis diluta*, uit de culturen 200 en 201, maar ook hier door haar gering chlorophyllgehalte duidelijk van de echte *gracilis* te onderscheiden. De *coerulea-diluta's* staan in dezelfde verhouding tot de echte *coerulea's* als de *gracilis-diluta's* tot de echte *gracilis*-planten.

Hun minder chlorophyllgehalte veroorzaakt ook hier minder krachtige en minder vertakte planten dan wij bij de echte *coerulea*'s aantreffen; onderstaande photo toont dit duidelijk.

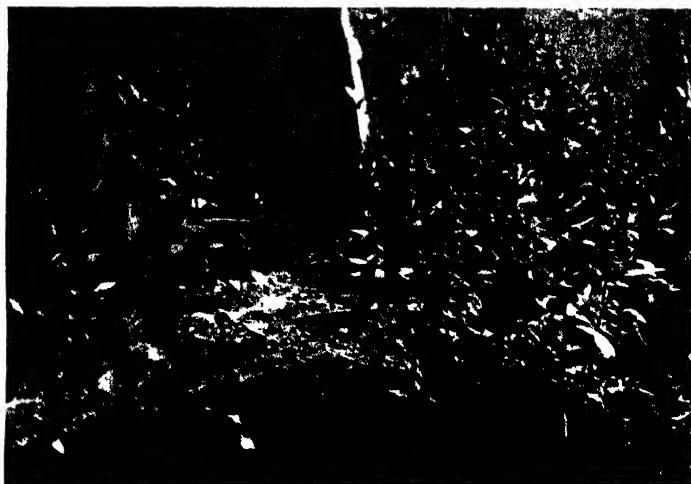


Fig. 19. links: *O. coerulea-diluta*, rechts: *O. coerulea*.

Uit een en ander blijkt dus:

*De witte kiemplantjes, die bij de kruising van vormen optreden, waarbij velans, gaudens en curvans gameten in het spel kunnen zijn en die, tot nu toe als curvans-gaudensverbindingen zijn beschouwd, zijn van de groene vormen niet scherp gescheiden, maar tusschen deze en de witte vormen waarvan het geenszins vast staat, dat het inderdaad curvans-gaudensverbindingen zijn, bestaan tusschen-vormen van verschillend chlorophyll-gehalte.*

Deze chlorophyllarme vormen zijn altijd zwakker dan de chlorophyllrijke en des te zwakker naarmate zij minder chlorophyll hebben; die zwakte kan zich uiten in volkomen onlevensvatbaarheid, zooals bij de witte kiemplantjes, in pas in het 2e jaar in bloei komen, zooals bij de albida-vormen, in te laat bloeien en daardoor, alsmede door de geringe resistentie tegen schimmels en schadelijke invloeden van den herfst, niet tot zaadrijping komen enz. m. a. w. één der redenen van het niet-slagen van verschillende gameten-combinatie's bij de *Oenotheren* is zonder twijfel onvolgende chlorophyll-vorming door die combinatie's.

Met zorg kunnen zulke vormen, die in de natuur, in den strijd om het bestaan, wel zeker te gronde zouden gaan, in leven gehouden worden.

Een voorbeeld daarvan levert onze *cultuur 102*, die de nakomelingen omvat van een der 6 „*albida*”-vormen, die in 1918 in de cultuur 3 F ontstonden en slechts door overwintering in de kas in leven konden worden gehouden. Deze „*albida*”-vorm kwam in 1919 in bloei en bleek heel iets anders te zijn dan de *albida* van DE VRIES, zij heeft groote bloemen wier lengte om 3, en wier breedte om 4 cM. schommelt, die echter, zooals onderstaande graphische voorstelling der door zelfbevruchting verkregen nakomelingen toont zeer gevoelig zijn voor den invloed van het jaargetijde en van schaduw. Haar sepala zijn opvallend rood waarom wij ze *O rubrosepala* hebben genoemd.

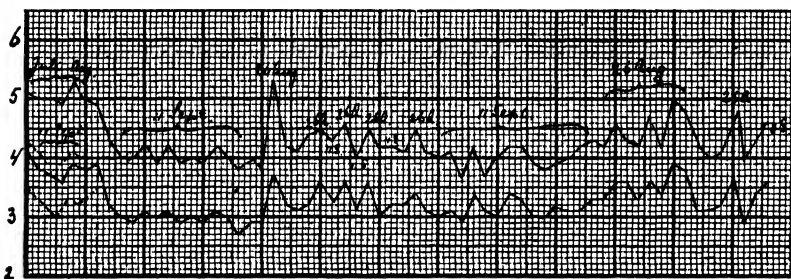


Fig. 20. Graphische voorstelling der bloemgrootte bij *Oenothera rubrosepala* cultuur 1920, 102.

Zooals uit de verschillende data blijkt zijn de September bloemen belangrijk kleiner dan de Augustus bloemen; de planten rechts van de verticale stippellijn stonden in de schaduw van een muur, die links van deze stippellijn in het volle licht. Slechts een enkele van de planten in de schaduw heeft in Augustus ongeveer dezelfde bloemgrootte kunnen bereiken als de planten, die in het volle licht groeiden en die enkelen waren nog planten, die het verst van den schaduw gevenden muur afstonden. Aan den invloed van het jaargetijde zijn zoowel de zon- als de schaduwplanten onderworpen, zooals voor de planten in de zon blijkt uit de stippellijn die de maten der bloemen op 11 Sept. aangeeft.

*O. rubrosepala* heeft belangrijk grooter bloemen dan *biennive-*

*lutina* niettegenstaande zij toch uit *biennivelutina* is ontstaan; onderstaande photo (Fig. 21) toont dit duidelijk, maar geeft geen indruk van de schoonheid onzer *rubrosepala*; om deze te zien verwijzen wij naar de Fig. 22, die op kleinere schaal genomen is; denkt men zich daarbij de knoppen donkerrood en de bloemen heldergeel, dan zal men het met mij eens zijn, dat *Oenothera rubrosepala* een onzer meest geliefde sierplanten zou zijn, indien zij niet — zooals alle Oenotheren dezer groep — alleen's avonds bloeide.



Fig. 21. *O. rubrosepala* 102.1 (links) en *O. biennivelutina* 101.32 (rechts).

## VI. TUSSCHENVORMEN ALS INDICATIE VAN HET „MENDELEN” DER OENOTHEREN.

Tusschenvormen tusschen normaal groene en witte planten hebben wij al leeren kennen, ook maakten wij reeds met een „morphologische” tusschen vorm tusschen *muri-laeta* en *Lamarckiana* kennis, met de plant 16 B 65, aan welke wij om deze reden den naam *O. mulamarckiana* hebben gegeven. Tusschen deze *mulamarckiana* en *lamarcki-*



Fig. 22. *O. rubrosepala* 102.7 op kleinere schaal

*ana* bestaat minstensnog weer één tusschenvorm, die wij daarom *O. submulamarckiana* hebben genoemd. Deze *O. submulamarck-*



Fig. 23. *O. submulamarckiana* 204.9.

*iana* is het kruisingsproduct van *O. mulamarckiana* 16 B 65  $\times$  *O. murivelutina* 5 A 31. Het resultaat van deze kruising was 61 planten, wier rozetten gelijk waren, behalve no. 204.27. Niet minder dan 13 stierven als kleine rozetten af, van de overige kwamen 8 niet in bloei en zijn nu zeer groote rozetten, van het type van Fig. 23. Van de andere ontwikkelde zich no. 204.27 tot een dicht bij *falloides* staande plant, terwijl alle andere één type, *submulamarckiana* (echter met verschillen in bloemgrootte) vertoonden, dat zowel vegetatief, als wat de bloemen betreft, sterk aan *O. mulamarckiana* herinnert, zooals eene vergelijking van onderstaande figuren 24 en 25, met de fig. 13 en 14 toont.

Zij verschilt echter van deze door de twee breede roode strepen op ieder sepalum, welke bij *mulamarckiana* ten eenen male ontbreken en staat dus tusschen *O. mulamarckiana* en *O. lamarckiana* in.



Fig. 24. *O. submulamarckiana* 204.15, juist in bloei komend.



Fig. 25. *O. submulamarckiana* 204.21, vol in bloei.

Dergelijke tusschenvormen, die de orthodoxe evolutie-leer zeker als overgangsvormen, als „missing links” zou beschouwen, hebben wij meer aangetroffen

een voorbeeld daarvan levert, een plant, die men phaenotypisch *O. laeta-fallax* zou kunnen noemen.

*Cultuur* 110 bestond uit de nakomelingen van de zelfbevruchte *O. fallax* 1918 8 B 12, die een der kruisingsproducten was uit de kruising *O. lamarckiana* 1916 5.100  $\times$  *O. fallax* 1916 122.1, welke laatste ontstaan was uit de kruising *O. Lamarckiana* 1915 5.6  $\times$  *O. biennis* 1915 10 1.

De *O. fallax* 1918 8 B 12 was roodnervig en gaf 24 nakomelingen van welke 17 roode en 7 witte nerven hadden Met uitzondering van n<sup>o</sup> 110.16 kon men ze alle tot het linneon *O. fallax* brengen, maar onderstaande graphische voorstelling toont, dat dit linneon,

althans wat de bloemgrootte betreft alles behalve homogeen is. Om eene fingerwijzing te krijgen of dat gebrek aan homogeniteit op modificatie of op genotypische verschillen berustte werden de bloemen 2 maal gemeten, de eerste keer (de doorlopende lijn) op 25 Juli, de tweede keer op 4 Aug.

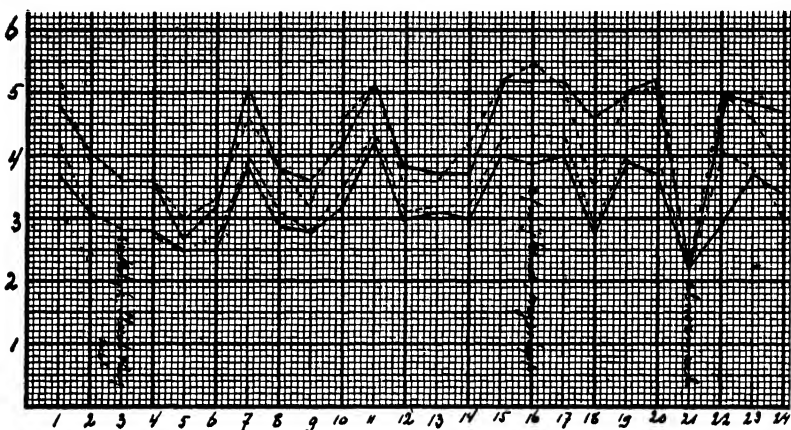


Fig. 26. De petala-maten der nakomelingen van *O. fallax* 1918 8 B 12 zelf. De doorlopende lijn geeft de maten van 25 Juli, de-stippellijn die van 4 Augustus.

Zooals men ziet, loopen de lijnen vrijwel parallel aan elkaar en zijn er dus vermoedelijk genotypische verschillen tusschen de zuster-planten, die er op wijzen, dat de bloemgrootte „mendelt” en dat daarbij meerdere factoren in het spel zijn.

Een der planten 110.16 viel al spoedig door de zuiver gele sepalen zonder de, bij de andere planten aanwezige, roode streepen op en toen bij nadere beschouwing bleek, dat ook de roode stippling op den stengeltop, dat criterium par excellence van het *velans*-complex, ontbrak werd het duidelijk, dat deze plant een habitus tusschen *fallax* en *laeta* vertoonde, en met deze laatste ook in het ontbreken van roode strepen op de vruchten overeenstemde.

Toch is er geen sprake van een echte *laeta*-habitus, de bladeren zijn, zooals de figuur 27 toont *fallax*-bladeren en ook de vruchten zijn in hun vorm *fallax*-achtig, niet *laeta*-achtig, zooals eene vergelijking der beide takken van fig. 28 toont.

Uit dit alles volgt, dat onze *O. fallax* 110.16 een complex bezit, dat tusschen het *gaudens* en het *velans* complex in ligt of in ieder

geval, dat *O. fallax* 1918 8 B 12 in staat is andere gameten dan *rubens* en *velans* te vormen.



Fig. 27. *O. laeta-fallax* 110.16.

Een zuiver *rubens* complex bezit *laeta-fallax* 110.16 echter ook niet, want zij is witnervig.

*O. fallax sulfurea.*

Dit is zeer zeker de zonderlingste „tusschenvorm”, die wij dit jaar in de cultures hebben aangetroffen.

Onder n<sup>o</sup>. 218 waren zaden uitgezaaid door zelfbevruchting van *Oenothera subfalloides* 1918. 18 G 4 verkregen.

Deze *subfalloides* 18 G 4 was ontstaan in eene cultuur van zaden door zelfbevruchting verkregen van *O. fallax* 1916 123.5 uit de kruising *O. Lam* 1915 5.11  $\times$  *biennis* 1915 9.1. Deze *O. subfalloides* is een vorm, die zoo ongeveer het midden houdt tusschen *O. falloides* en *O. fallax*, moeielijk te beschrijven, maar toch zeer typisch in habitus. De cultuur 218 gaf 12 *subfalloides* en 15 *fallax*, die ook daardoor gemakkelijk te onderscheiden zijn, dat *O. subfalloides* pas begint te bloeien als *O. fallax* al bijna uitgebloeid is, zooals Fig. 29 toont; één der *fallax*-planten (Fig. 30) nl. 218.9 had



Fig. 28. links *O. laeta-fallax* 110.16  
rechts *O. biennilaeta* uit 167.



een hexamere bloem met 6 sepala, 6 petala, 13 stamina en 8 stempels. Zij zal wel, naar analogie met andere dergelijke door



Fig. 29 links: *O. subfalloides* 218.2 pas in bloei komend, rechts *O. fallax* 218.3 bijna uitgebloeid.



Fig. 30 *O. fallax* 218.9 met een hexamere bloem.

ons aangetroffen bloemen 6 carpellen hebben gehad, maar door een vergissing werd de plant verwijderd voor de vrucht tot ontwikkeling kwam.

In deze cultuur viel al spoedig de plant 218.18 op door haar *sulfurea*-bloemen, haar habitus was zóó *biennis*-achtig, dat zij eerst voor een *biennis sulfurea*, die bij ongeluk in de cultuur verdwaald was, gehouden werd zoodat zij helaas te laat is gefotografeerd (Fig. 31) om de habitus goed te doen uitkomen.

Bij nadere inspectie bleek zij echter veel meer overeenkomst met een *fallax* dan met een *biennis* te hebben, zooals de photo's Fig. 32 t/m 34 toonen.

Voor al het verschil in bloemknoppen en vruchten is op de photo's duidelijk, wat de laatste betreft lette men op het groote verschil in de grootte van den hoek, die de vruchten ten opzichte van de as op welke zij ingeplant staan, vertoonen. Natuurlijk is de naam *O. fallax sulfurea* niet juist; behalve in de kleur der bloemen verschilt 218.18 van *fallax* ook door het ontbreken van stippels op den stengeltop en van roode strepen op de vruchten, in welke kenmerken, zij meer tot *O. biennis* nadert. Een belangrijk verschil-

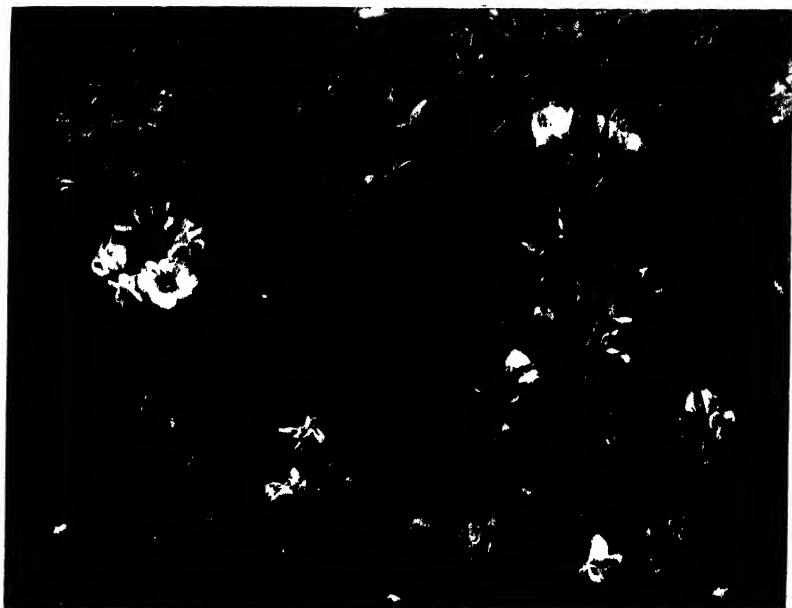


Fig. 31. *O. fallax sulfurea* 218.18

kenmerk tegenover *biennis sulfurea* bieden, zooals fig. 32 toont



Fig. 32. links bloem van *O. biennis sulfurea* 186.3 rechts van *O. fallax sulfurea* 218.18.

ook nog de bij onze plant steeds gesloten, bij *biennis sulfurea* uitgespreide stempels.

Het is echter niet te ontkennen, dat hier onder de nakomelingen van een zelfbevruchte *O. subfal-loides*, die overigens slechts *fallax* afsplitst, een tot *O. biennis sulfu-rea* naderende vorm is opgetreden,

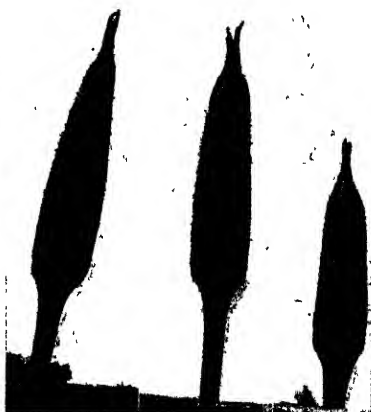


Fig. 33. Bloemknoppen van *O. fallax sulfurea* 218.18 (links) van *O. fallax* 110.15 (midden) en van *O. biennis sulfurea* (rechts).



Fig. 34. Vruchten: links van *O. biennissulfurea* 186.3. rechts van *O. fallax sulfurea* 218.18.

*O. biennilaeta cauli-punctata.*

Terwijl wij boven gezien hebben hoe uit *fallax* (cultuur 110)

een *laeta*-achtige vorm ontstond, die de voor *fallax* typische stengeltop-stippeling miste trad in eene kruising van *biennis*  $\times$  *Lamarckiana* het tegenovergestelde geval op n.l. eene wat de groeiwijze betreft typische *biennilaeta*, die echter gestippelde stengeltoppen bezat.

Deze vertoonde zich in de cultuur 167. *O. biennis* 1919 1000 (Bennebroek)  $\times$  *O. Lamarckiana* van Dr. GOETHART Leiden 1918 200 1.

Zooals de photo (Fig. 35.) toont is deze plant een overigens typische *laeta* met de voor deze karakteristieke breede bladeren en spitse bloemkoppen, in welke kenmerken zij duidelijk verschilt



Fig. 35. *O. biennilaeta cauli-punctata* 1920 167. 89.



Fig. 36. *O. biennivelulina* 167.72.

van *O. biennivelutina* (Fig. 36.) die smalle bladeren en stompe bloemknoppen heeft. Toch bezit onze *biennilaeta-punctata* een kenmerk, dat men tot nu toe voor een signaal van de aanwezigheid van het *velans*-complex hield: de roode stippels op den stengeltop, die zich bij haar zelfs over den geheelen stengel uitstrekken en wel in veel sterkeren graad dan bij *biennivelutina*.

*De velans-gameten en de gaudens gameten zijn dus niet scherp van elkaar gescheiden maar er worden gameten gevormd die sommige eigenschappen met de velans-, andere met de gaudens-gameet gemeen hebben.*

Van dergelijke gevallen, die toonen, dat er bij de *Oenotheren* wel degelijk uitwisseling van chromosomen bij de vorming der gameten plaats grijpt zou ik er meerdere kunnen noemen en zonder twijfel zullen er bij een speciaal daarop gericht onderzoek nog veel meer aan het licht komen.

Ook op andere wijze kunnen wij die uitwisseling aantonen, n.l. in die gevallen waarbij de nakomelingen, hetzij bij zelfbestuiving hetzij bij kruising, veelvormig zijn.

## VII. VEELVORMIGHEID DER DOOR ZELFBEVRUCHTING VERKREGEN NAKOMELINGSCHAP.

### A.

#### *O. laevifolia.*

**Cultuur 1920, 120** *O. laevifolia* 1918 9 B 3 zelf was een vorm, die in 1918 in de kruising *O. fallax* 1916, 122.1  $\times$  *O. Lam* 5. 100 in één exemplaar naast 26 typische *Lamarckiana*'s, 16 typische *fallax*, 17 roodvervige *Lamarckiana*'s en 18 witvervige *fallax* ontstond.

Haar hoofdkenmerken zijn de vrij gladde, vrij smalle rozettenbladeren met witte middennerf, de roodgestippelde stengeltoppen, de zeer spitse, roodgestreepte bloemknoppen, de groote bloemen met betrekkelijk smalle petala, de samengevouwen blijvende stemfels en het ontbreken van roode strepen op de vruchten.

Zelfbevrucht zaad dezer cultuur leverde de volgende planten:

<i>Als rozet beoordeeld:</i>		<i>Bleken later te zijn:</i>
No. 1 t/m 6.	<i>O. Lamarckiana.</i>	<i>O. Lamarckiana.</i>
"	7. nog te klein.	<i>O. Lamarckiana</i> (bleef tot 25 Juli rozet)
"	8. <i>O. nanella</i> ?	<i>O. nanella.</i>

*Als rozet beoordeeld :*

- No. 9 t/m 13. lijken op *O. Lamarckiana*.  
 „ 14. *O. falloides*.  
 „ 15 t/m 23. lijken op *O. Lamarckiana*.  
 „ 24. *O. nanella*.  
 „ 25. *O. laevifolia*?  
 „ 16 en 27. lijken op *O. Lamarckiana*.  
 „ 28. *O. laevifolia*?  
 „ 29. lijkt op *O. Lamarckiana*.  
 „ 30. *O. laevifolia*?  
 „ 31 t/m 33. lijkt op *O. Lamarckiana*.  
 „ 34. *O. nanella*.  
 „ 35 t/m 38. lijken op *O. Lamarckiana*.  
 „ 39. *O. laevifolia*?

*Bleken later te zijn :*

- O. Lamarckiana*.  
*O. falloides*.  
*O. Lamarckiana*.  
*O. nanella*.  
*O. laevifolia*.  
*O. Lamarckiana*.  
 een wat afwijkende *O. Lamarckiana*.  
*O. Lamarckiana*.  
*O. laevifolia*.  
*O. Lamarckiana*.  
*O. nanella*.  
*O. Lamarckiana*.  
*O. laevifolia*.



Hieruit blijkt dus, dat *O. laevifolia* een aantal gameten vormt, waaronder *velans* en *gaudens*, *nanovelans* en die welke in combinatie met andere *O. falloides* en *O. laevifolia* geven.

De *O. laevifolia*'s dezer cultuur zijn volkomen gelijk aan de moeder, het is, zooals uit Fig. 37 blijkt, een typische vorm, waarvan een eigenaardigheid is, dat de sepala in den knop belangrijk langer zijn dan de petala, zoodat het bovenste deel van den knop leeg is, met uitzondering van de daarin geborgen wondende stempels.

Fig. 37. *O. laevifolia* 120. 39.

## B.

*De splitsing der bloemgrootte bij O. murivelutina en bij O. murilaeta.*

Reeds bij mijn eerste oriënteerende proeven met *Oenothera* in 1912 was mij opgevallen, dat in de  $F_2$  eener kruising van een *O. biennis*, die langs de spoorbaan te Almen groeide, met een *O. Lamarckiana*, die ik op een aardappelveld van het landgoed van JHR. MARTENS aldaar aantrof niet 2 maar 3 typen optraden, zooals onderstaande, in 1912 genomen photo toont.



Fig. 38. *O. biennis*  $\times$  *O. Lamarckiana*, Almen 1912, 3 typen uit  $F_2$ .

In 1918 merkte ik (zie *Genetica* I, pag. 22) van zelfbevruchte *biennilaeta* op:

„Opmerking verdient, dat hoewel de groote meerderheid der planten met bloemen van dezelfde grootte prijkt, toch die welke de allergrootste voortbrengen, belangrijk grootere bloemen vormen, dan die, welke de allerkleinste produceeren.”

Terzelfder plaatse (pag. 24) werd van zelfbevruchte *biennivelutina*'s vermeld:

„Hoewel er weinig twijfel aan is, dat al deze F2 planten door een systematicus tot één linneon zouden worden vereenigd, zoo dient toch te worden opgemerkt, dat er grootere verschillen tusschen de individuen onderling bestaan, dan tusschen die van bv. *O. Lamarckiana*, *O. biennis* of *O. muricata* onderling; van een ook maar eenigszins volledig mendelen is echter geen sprake.”

Over zelfbevruchte *murilaeta*'s (l. c. p. 25) luidde het oordeel:

„Op den eersten blik lijkt het als ware het gemakkelijk deze *murilaeta*'s in twee scherp gescheiden groepen: in eene kleinbloemige en in eene grootbloemige te verdeelen, die bovendien gekenmerkt zouden zijn door dikke bloemknoppen met anthocyaan-strepen bij de kleinbloemige groep en smalle spitse, lange bloemknoppen, zonder anthocyaan, bij de grootbloemige groep. Bij nadere beschouwing blijkt echter, dat de scheiding niet scherp kon worden doorgevoerd door het aanwezig zijn van betrekkelijk kleinbloemige individuen met spitse bloemknoppen en weinig anthocyaan op de kelkbladeren. Behalve deze bloemverschillen zijn onze *laeta*'s [niet minder dan 171 *murilaeta*'s] vrijwel gelijkvormig; sommige grootbloemige individuen hebben echter opvallend donkergroen loof.”

Zelfbevruchte *O. murivelutina* gaf aanleiding tot de volgende notities (l. c. pag. 26 en 27):

„Bij de beschouwing der rozetten werd aangeteekend, dat ongeveer 87 der 218 verkregen exemplaren bladbreeder dan de overige waren. Nu de cultuur bloeit, zijn er zeker nog wel verschillen in bladbreedte aanwezig, maar ik zou niet gaarne de opdracht ontvangen er weer de vroeger onderscheiden breedbladige planten uit te zoeken. Zeker bestaat er geen correlatie tusschen breedbladigheid en groote bloemen, want van twee naast elkaar staande exemplaren, van welke het eene belangrijk bladbreeder is dan het andere, heeft juist het smalbladige opvallend groote bloemen, terwijl een ander grootbloemig exemplaar breedbladig is. — De bloemen zijn vrij verschillend in grootte zonder dat dit grootteverschil een verschil in pigmentatie van den kelk medebrengt, wel zijn natuurlijk de knoppen van de grootbloemige exemplaren langer; deze zijn tevens smaller waardoor zij in verhouding spitsier zijn dan die der kleinbloemige individuen. Zuivere scheiding tusschen



klein- en grootbloemige zou wel onuitvoerbaar blijken, eerder zou men met wat geven en nemen drie groepen: een kleinbloemige, eene grootbloemige en een groep met bloemen in grootte tusschen deze beide instaaende kunnen maken."

Indien inderdaad hier 3 groepen aanwezig waren, lag het voor de hand aan te nemen, dat de moeder voor één factor heterozygoot was geweest en weer in homozygoot grootbloemige, heterozygoot middelsoortbloemige en homozygoot kleinbloemige gesplitst had.

Indien dit het geval was, zou een grootbloemige, zoowel als een kleinbloemige bij zelfbevruchting constant moeten blijken te zijn.

Voor deze proef werden uit deze cultuur de *murivelutina*'s 5 B 11 (grootbloemig) en 5 B 7 (kleinbloemig) uitgekozen. Het resultaat was

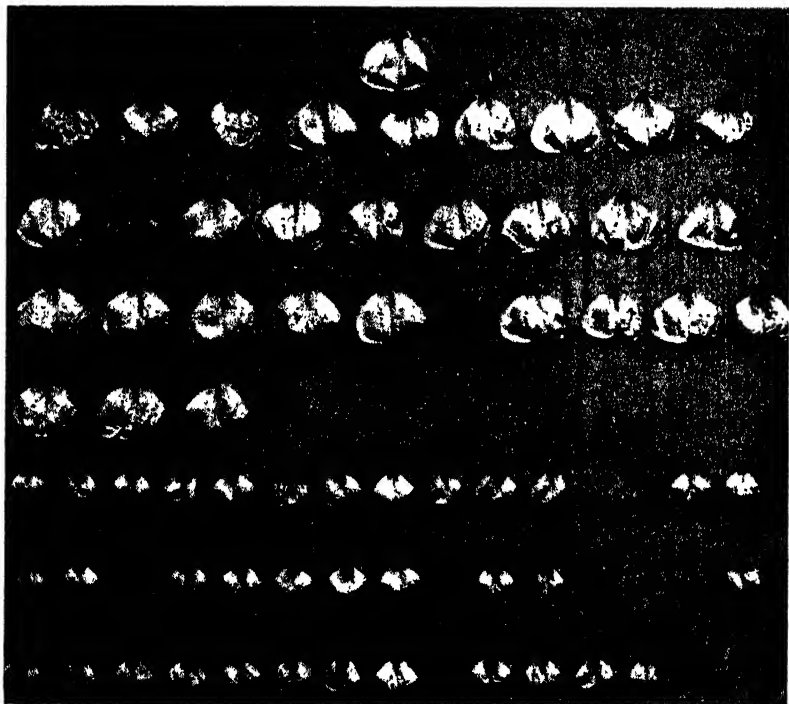


Fig. 39. *O. murivelutina*: boven de kinderen van 1918. 5 B 11 grootbloemig, onder die van *O. murivelutina* 5 B 7, kleinbloemig.

proef 156 1919 (1) dat alle (31) nakomelingen van 5 B 11 grootbloemig, alle (43) nakomelingen van 5 B 7 kleinbloemig waren.

De photo (Fig. 39) van één petalum van ieder der op dat oogenblik in bloei staande individuen met één petalum van *O. Lamarckiana* 1919. 130 aan het hoofd, ter vergelijking, toont het opvallend groote verschil in bloemgrootte.



Fig. 40. *O. murivelutina* grootbloemig.



Fig. 41 *O. murivelutina* kleinbloemig.

Ook dit jaar bleven deze grootbloemige en kleinbloemige *velutina*'s, zie fig. 40 en 41 constant en wel was de lengte der petala bij de grootbloemige ongeveer 3.5 cM., de breedte ongeveer 4.5 cM., terwijl deze maten bij de kleinbloemige respectievelijk ongeveer 2 en 2.6 cM. waren. Wel waren er eenige verschillen, maar de petala van de grootste kleinbloemige waren toch slechts 3.1 cM. breed, terwijl die van de kleinste grootbloemige toch altijd nog 4 cM. breed waren. Die van de grootste grootbloemige waren

4.8 cM. breed, terwijl de allerkleinste lengtemaat der grootbloemige 3.1, de allergrootste der kleinbloemige 2.3 cM. bedroeg.

*Uit een en ander mag wel besloten worden, dat bij O. murivelutina splitsingen der bloemgrootte voorkomen, die sterk aan die van mendelende bastaarden herinneren.*

Alvorens nu zelfbevruchte *murilaeta*'s te beschouwen, willen wij eens nagaan hoe zich de *murivelutina*'s. en de *murilaeta*'s eener F<sub>1</sub> generatie gedragen.

De cultuur 211 1920 *O. muricata* proeftuin Bennebroek 1919 wild  $\times$  *O. Lamarckiana* 1919 131 33 gaf 69 *murilaeta* en 73 *murivelutina* <sup>1)</sup>, die op het gezicht zeer homogeen waren. De graphische voorstelling (Fig. 42) der lengte en breedte der petala bevestigt dit voor *O. murivelutina* (men moet niet vergeten, dat van iedere plant maar één petalum, dat juist voor de hand kwam, gemeten werd en fluctuaties dus onvermijdelijk zijn), doch toont bij de *murilaeta*'s grootere verschillen, van welke vooral van belang is, dat enkele van deze bv. n<sup>o</sup> 94 en 95 petala bezitten, die iets smaller dan lang zijn.

*O. murivelutina.*



*O. murilaeta.*



Fig. 42. Graphische voorstelling der lengte en breedte der petala van de F<sub>1</sub> *murivelutina*'s en F<sub>1</sub> *murilaeta*'s uit de cultuur 211.

Het blijkt nl. dat *O. murilaeta*, bij zelfbevruchting in 2 typen splitst, in planten met lange bloemknoppen die wij spitsknoppen noemen en die bloemen hebben wier petala langer dan breed zijn en in planten met korte bloemknoppen, in rondknoppen, met petala, die breder dan lang zijn.

1) Het is misschien niet zonder belang te vermelden, dat dit jaar uit zaad van 1915 van de kruising *muricata* 7.1  $\times$  *Lamarckiana* 5.9 slechts 6 planten ontstonden, die alle *murivelutina* waren, deze schijnt dus langer in zaadtoestand in leven te blijven dan *murilaeta*.

Dit bleek dit jaar uit de cultuur 126, (Fig. 43) die uit door zelfbevruch-

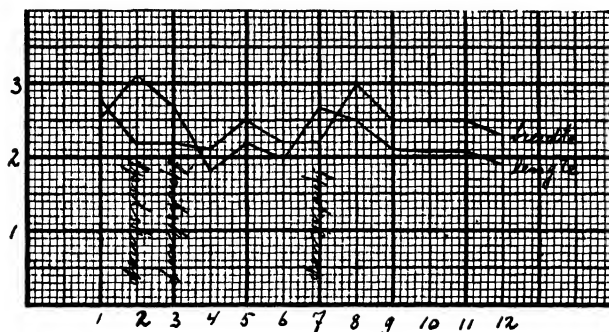


Fig. 43. Graphische voorstelling der lengte en breedte der petala bij *F<sub>1</sub> murilaeta's*

ting verkregen kinderen van *O. murilaeta* 1918 7. 100 bestond, die uit de kruising *O. muricata* 1916 68.2  $\times$  *O. Lam.* 5. 100 was ontstaan.



Fig. 44. *O. murilaeta* spitsknop 126. 2 (links) en één der rondknoppen uit de cultuur 126 (rechts).

Dat de spitsknoppen en rondknoppen een zeer duidelijk verschil in habitus vertoonen, blijkt uit de photo's, Fig. 44 t/m 46 uit welke tevens blijkt, dat er onder de spitsknoppen nog wel verschillen in fijnheid der knoppen bestaan.

De verhouding waarin deze spitsknoppen optreden is 9 rond knoppen: 3 spitsknoppen; daar de moeder een rondknop was hebben wij hier klaarblijkelijk met de verhouding 3:6:3 of 1:2:1 te doen en is de spitsknop de recessieve vorm.

*Een F<sub>1</sub> murilaeta vormt dus klaarblijkelijk 2, in één chromosoom verschillende gameten, waarvan de ééne spitse bloemknoppen met petala, die langer dan breed en de andere ronde*

*bloemknoppen, die korter dan breed zijn, veroorzaakt. Kortknop en breede petala domineert over langknop en smalle petala.*



Fig. 45. Spitsknop 126. 3.



Fig. 46. Spitsknop 126 7.

Zoowel bij *O. murivelutina*, als bij *O. murilaeta* vindt dus een proces plaats dat in hooge mate opmendelen van bepaalde factoren, die kenmerken der bloem veroorzaken, gelijkt of hiermede identiek is.



Fig. 47. *O. murilaeta coerulea* 1918 7.1.

### C.

*Een schijnbaar gecompliceerd splitsingsgeval: de vorming van *O. Heriberti*.*

In de cultuur 1918, 7 [*O. muricata* 1917 68. 2 × *O. Lamarckiana* 5. 100] kregen wij 80 *muri-*

*velutina's* en 30 *murilaeta's*, terwijl bovendien een plant optrad, die wij *O. murilaeta coerulea* hebben genoemd, wegens de duidelijk violette tint der breede rozettenbladeren; die echter veel geringer is dan bij *O. gracilis*.

Wij merkten toen op: „De violette kleur onze *murilaeta coerulea* (zie Fig. 47) doet aan de inwerking eener geattenueerde *curvans*-gameet denken, die evenwel niet aanwezig kan zijn — tenzij men aanneemt dat *muricata*, analoog aan RENNER's *biennis* in gering percentage naast *rigens*-eicellen, ook *curvans*-eicellen kan vormen. Dit is echter in hooge mate onwaarschijnlijk, daar bij al onze *muricata*-kruisingen niets van de vorming van *curvans*-eicellen is gebleken.”

Thans geldt dit niet meer want in onze kruising 211 ontstond, zooals onderstaande photo (Fig. 48) toont een typische *gracilis*, die ook later toen zij bloeide en vruchtdroeg alle kenmerken van *gracilis* vertoonde. *O. muricata is dus in staat naast rigens-eicellen curvans eicellen*<sup>1)</sup> *te vormen, en niet alleen deze twee maar ook nog*

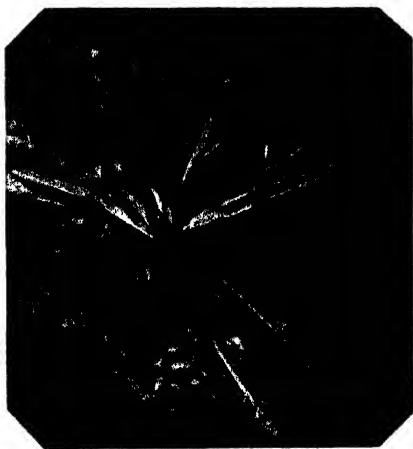


Fig. 48. *D. gracilis* 211.102 ontstaan in de kruising *O. muricata* × *Lamarckiana* uit een door *muricata* gevormde *curvans*-eicel met een *velans*-pollencel van *Lamarckiana*.

*cicellen, die wel voornamelijk chromosomen van het rigens-complex en daarnaast 1 of enkele chromosomen, van het curvans complex bevatten, welke laatste soort van eicellen te zamen met een gaudens-gameet van Lamarckiana de murilaeta coerulea 1918 7.1 deed ontstaan.*

*Geheel in overeenstemming met deze opvatting reproduceert deze murilaeta coerulea bij zelfbevruchting slechts in gering percentage zichzelf, zij kan dat natuurlijk slechts met behulp van die eicellen in welke bij de uitwisseling der chromosomen minstens 1*

1) Het vormen van *curvans*-eicellen door *muricata* is intusschen ook door RENNER aangetoond.

„curvans” chromosoom is terecht gekomen, terwijl dat deel harer eicellen, dat geen curvans-chromosoom ontvangt, gewone *murilaeta*'s moet geven, die echter, daar *murilaeta coerulea* een stompknop is en stompknop over langknop domineert ten deele stompknop ten deele langknop zullen kunnen zijn.

Inderdaad vormde onze *murilaeta-coerulea* bij zelfbevruchting (cultuur 127) op 29 nakomelingen slechts één *murilaeta-coerulea*; 28 waren gewone *murilaeta*'s van welke 1 vóór zij in bloei kwam stierf; van de overige 27 waren 16 rondknoppen en 11 spitsknoppen.

Die ééne *murilaeta-coerulea* was op jeugdigen leeftijd geheel gelijk aan de moeder (fig. 47) en werd dan ook onmiddellijk als zoodanig herkend.

Later ontwikkelde zij zich tot een zeer typische van de gewone *murilaeta*'s habitueel sterk afwijkende plant, zooals fig. 49, welke photo helaas niet bizonder geslaagd is, toch duidelijk toont. Fig. 50 geeft een der spitsknop- en rondknop „gewone” *murilaeta*'s uit dezelfde cultuur.



Fig. 49. *O. murilaeta coerulea* 1920  
127.29.



Fig 50. *O. murilaeta* spitsknop en  
rondknop.

Het spreekt van zelf, dat de naam *murilaeta-coerulea* fout is, een *murilaeta* is een *rigens gaudens* verbinding, onze plant een

verbinding van een *gaudens* gameet met een kern die èn chromosomen van het *rigens* èn van het *curvans* complex bevat. Zij brengt — dank zij de omstandigheid dat chromosomen van het *curvans* complex een violette kleur aan de bladeren geven het zekere bewijs dat er uitwisseling van chromosomen bij het vormen der gameten heeft plaats gegrepen, tevens dat mutanten (want zij zou zonder dat men haar oorsprong kende zonder twijfel als zoodanig zijn beschouwd) langs den weg der splitsing gevormd kunnen worden. Vandaar dat ik voorstel haar ter eere van hem, die tot deze opvatting het meest heeft bijgedragen, *Oenothera Heriberti* te noemen.

De omstandigheid, dat het bestaan van zekere gameten ons verborgen blijft, moet, evenals in bovengenoemd geval, tot verkeerde naamgeving aanleiding geven. Zoo kregen wij in 1918 in de proef 33 B (zie *Genetica* I p. 50) uit de kruising *muricata*  $\times$  *biennis* 105 *intermedia*'s en 1 plant die wij *intermedia coerulea* noemden, van welke laatste wij dit jaar hebben kunnen bewijzen dat zij een *curvans rubens* verbinding is en dus haar ontstaan aan een door *muricata* gevormde *curvans*-eicel te danken had; wegens dit „bedrog” hebben wij ze nu omgedoopt tot *Oenothera decipiens*.

Resumeerend: *Behalve rigens en curvans-eicellen, vormt O. muricata nog andere eicellen, wier chromosomenstel uit een mengsel van rigens- en van 1 of enkele curvans-chromosomen bestaat. De combinant van zoo'n gemengde muricata-eicel vormt met een gaudens gameet Oenothera Heriberti, die, bij zelfbevruchting, in onze cultuur, op 29 exemplaren 28 murilaeta's, ten deele rond- ten deele spits-knoppen afsplitste en zichzelf slechts in één exemplaar reproduceerde.*

Het spreekt van zelf, dat kruisingen met *Oenotheren*, die hetzij in hun pollen hetzij in hun eicellen meerdere gameten vormen, aanleiding tot meervormige „F<sub>1</sub>'s” moeten geven en dat dit wel eens tot zeer veelvormige „F<sub>1</sub>'s” kan leiden toonen ons een paar *gigas*-kruisingen, die wij dit jaar hebben uitgevoerd en die trots hun gering aantal nakomelingen een verwonderlijke veelvormigheid vertoonden. *O. biennilaeta gigas* 1918 2 A 14  $\times$  *O. biennivelutina* 1918 3 D 7.

De zaden van afzonderlijke vruchten dezer kruising werden dit jaar onder de proefnummers 96 t/m 99 uitgezaaid.

Zij gaven slechts 8 nakomelingen, aan welke wij de volgende namen gegeven hebben:



- 96.1 *O. Lamarckiana proxime*;  
96.2 kwam niet in bloei;  
96.3 *O. bullata*, wegens de zeer sterk gebobbelde bladeren;  
96.4 *O. albive*, wjl zij zeker iets van het *albicans* en iets van het *velans* complex bezit en toch geen *bienni-velutina* is;  
96.5 *O. chlorina* wegens geelachtige kleur harer bladeren;  
97.1 stierf jong;  
98.1 *O. flavosepala* wegens het ontbreken van anthocyaan in de kelkbladeren;  
99.1 *O. semilata* wegens het *lata*-achtige harer bloemen;  
99.2 *O. violaceo-sepala* wegens de opvallend violette kleur harer kelkbladeren.

Die verschillen zijn, voor een deel althans, reeds duidelijk zichtbaar aan de rozetten, zooals de volgende photo's toonen.



Fig. 51. *O. bullata* 1920 96.3.

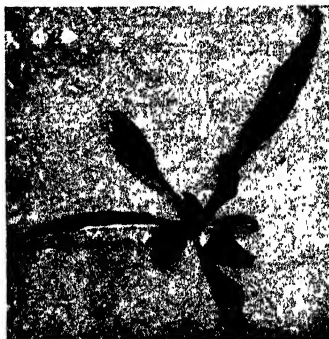


Fig. 52. *O. albive* 1920 96.4 (tricotyl).



Fig. 53. *O. chlorina* 1920 96.5.



Fig. 54. *O. violaceo-sepala* 1920 99.2.

Een hiermede volkomen overeenstemmend resultaat geeft de kruising

*O. murilaeta* *gigas* 4 A 53  $\times$  *O. murivelutina* 5 A 57  
die slechts 3 planten opleverde, welke alle 3 van elkaar verschilden  
nl. 215. 1 *O. plicata*, wegens de geplooidde petala  
— 2 *O. parvifolia*  
— 3 *O. laciniata* wegens de neiging tot lacinieering der  
petala.

Hier mogen om de verschillen in bladgrootte en habitus te  
toonen *O. parvifolia* en *O. laciniata* en de zeer eigenaardige rozet  
van de eerste gereproduceerd worden.



Fig. 55. 1920. 215 2 *O. parvifolia*.



Fig. 56. 1920. 215 3 *O. laciniata*.

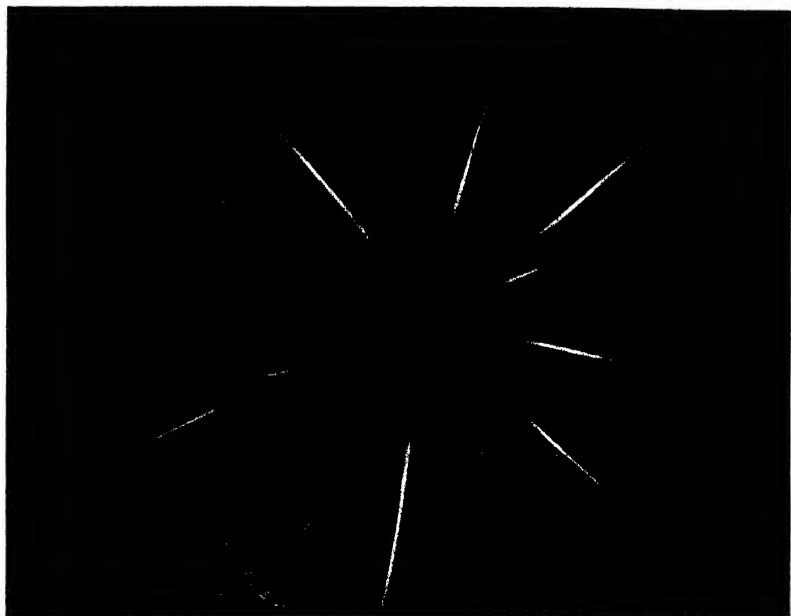


Fig. 57. 1920. 215.2 de rozet van *O. parvifolia*.

De theoretische beschouwing waartoe de in 1919 en 1920 verkregen resultaten aanleiding geven hopen wij in een volgend artikel te geven.

(Ingezonden: 30 September 1920.)

## BOEKBESPREKING.

BROMAN, IVAR. 1920. Das sogenannte biogenetische Grundgesetz und die moderne Erblchkeitslehre. Ein Vortrag. (München und Wiesbaden. Verlag Bergmann.)

De biogenetische grondwet van HAECKEL dateert uit een tijd, toen de erfelijkheidsleer nog geen wetenschap was en houdt b.v. volstrekt geen rekening met het verschil tusschen geno- en phaenotypus, evenmin met de onwaarschijnlijkheid der overerving van tijdens het leven verworven eigenschappen. In den huidige gedachtengang past noch HAECKEL's voorstelling, noch de recapitulatie-theorie, zooals deze reeds door JOHANNES MÜLLER werd verkondigd en later door anderen is uitgewerkt.

IVAR BROMAN, hoogleeraar te Lund, tracht de biogenetische wet aan moderne begrippen aan te passen. Hij maakt de hypothese, dat alleen die ontwikkelingsstadia nog worden gerecapituleerd, aan welke „genen” ten grondslag liggen, die ook bij de voorvaders der soort aanwezig zijn geweest. Niet alle erfelijke factoren blijven echter in de oude groepeerings; vele vallen weg, andere combineeren zich op nieuwe wijze; wellicht komen er ook nieuwe „genen” bij. Zoo kan men zich voorstellen, dat door een mutatie, die het verlies van één of meer genen bewerkt, de ontwikkeling van een orgaan bij het embryo wordt stop gezet. Is dit geen voor het leven noodzakelijk orgaan, dan wordt deze eenmaal gewijzigde ontogenese overgeërfd. Dit zou volgens BROMAN de oorsprong van de z.g. rudimentaire organen zijn. Men ziet zoo vaak, dat een orgaan weer verdwijnt, voordat het 't dier van nut kan zijn, dat men in die gevallen met recht van een historisch dokument kan spreken. Bij een verdere verlies-mutatie zou zulk een rudimentair orgaan geheel uit de ontogenese kunnen verdwijnen.

Door nieuwe combinatie van genen is het denkbaar, dat de

verloren genen weer worden aangevuld en in den loop der phylogenese een aanvankelijk rudimentair orgaan weer tot ontwikkeling komt. Waar een verlies-mutatie leidt tot het verdwijnen van een voor het leven noodzakelijk orgaan, kan zulk een diersoort alleen in leven blijven, wanneer vóór dien tijd reeds een vervangend orgaan met overeenkomstige functie is opgetreden: b.v. de long ter vervanging van de kieuwen, de blijvende nier ter vervanging van de oernier. Ook de functie-wisseling van een orgaan tracht BROMAN door een nieuwe combinatie van genen te verklaren. Hij kan niet vermijden bij zijn voorstelling ook de progressieve mutaties te hulp te roepen en komt dus hier op een glibberig terrein in de erfelijkheidsleer. Men mag IVAR BROMAN's hypothese dan ook niet anders beschouwen dan als een vernuftige poging de recapitulatie-theorie met de nieuwe gegevens der Genetica in overeenstemming te brengen. Zooals in een nawoord van den schrijver wordt meegedeeld, heeft NILSSON EHLE tegen deze voorstelling geen bezwaar.

M. A. VAN HERWERDEN.

FISCHER, Ed., 1917—1918. Interessantes Vorkommen einer exotischen Phalloidee in Europa (Mycologische Beiträge 9, Mitteilungen der Naturforschenden Ges. in Bern); Nochmals der *Anthurus* von Hengelo (Myc. Beitr. 16 Mitt. d. Naturf. Ges. in Bern).

STOMPS, TH. J., 1918. Een merkwaardige vondst op mykologisch gebied in Nederland. (De Natuur, 38e Jrg. p. 1--4.)

In den herfst van 1915 werd te Hengelo een merkwaardige Phalloïdee gevonden; deze werd opgezonden naar Prof. ED. FISCHER, den mycoloog te Bern, die zich veel met de studie der Phalloïdeën heeft bezig gehouden en onder meer deze groep bewerkt heeft in ENGLER-PRANTL's *Natürliche Pflanzenfamilien*. Deze kwam op grond van een nauwkeurig onderzoek tot de conclusie, dat men hier te doen had, met een soort van het geslacht *Anthurus*; met zekerheid was echter de species niet te bepalen. Het exemplaar vertoonde nog de meeste overeenkomst met *Anthurus australiensis*. Dit is echter een Australische en -- indien *Anthurus Claracianus*

Müll. Arg. er identiek mee is — Zuid-Amerikaansche soort. Dit is te meer merkwaardig, omdat er hoegenaamd geen aanwijzingen waren, dat de zwam op de een of andere wijze (b.v. met exotische planten) geïmporteerd zou kunnen zijn. Een andere *Anthurus*-soort, *A. borealis*, is, ofschoon sporadisch, op het Noordelijk halfond gevonden; zij werd het eerst door BURT in Noord-Amerika, en daarna ook een enkele maal in Engeland en in Mecklenburg (de var. *Klitzingii*) aangetroffen. Ook met deze species vertoont het exemplaar wel overeenkomst. Prof. FISCHER acht het niet onwaarschijnlijk, dat *A. australiensis*, met nog andere kortarmige *Anthurus*-vormen, met *A. borealis* tot één soort vereenigd zullen moeten worden, een species dus, die over 't noordelijk en zuidelijk halfond verspreid is. Vooral ook hierom acht hij dit zeer goed mogelijk, omdat de geheele Phalloideënsystematiek eigenlijk berust op individuenbeschrijving en men nog zeer weinig weet van de variabiliteit dezer vruchtlichamen. Prof. STOMPS heeft echter het vermoeden uitgesproken, dat we hier te doen zouden hebben met een door mutatie uit de gewone *Mutinus caninus* ontstane vorm en hij is van meening, dat men ten onrechte een scherpe scheiding tusschen de Phallaceëen (waartoe *Mutinus*) en de Clathraceëen (waartoe *Anthurus* behoort) gemaakt heeft.

Prof. FISCHER komt nu in no. 16 van zijn „Beiträge” op de questie terug en betoogt, op grond van hetgeen er bekend is van de anatomie en de ontwikkelingsgeschiedenis van de geslachten *Mutinus* en *Anthurus*, dat de opvatting van Prof. STOMPS ten eenenmale onhoudbaar is:

„Der ganze Bauplan von *Mutinus caninus* und *Anthurus* ist also von Anfang an ein gänzlich verschiedener.” Ook bestrijdt hij de meening, dat er geen scherpe afscheiding tusschen de beide families, waartoe deze geslachten behooren, zou bestaan: „Wir müssen die Trennung der beiden Reihen der Clathraceen und Phallaceen als eine durch die vergleichende Entwicklungsgeschichte wohl begründete unbedingt aufrecht erhalten.”

VAN DER LEK.

FLEISCHER, B. en JOSEPHANS, W., 1920. Ein Beitrag zur Frage der Vererbung der familiären Sehnervenatrophie. (Lebersche Krankheit). (Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie. XIII. p. 129—163. 1920.)

Kritische schifting der door anderen beschreven gevallen doet de schrijvers tot het besluit komen, dat de regel van NASSE-HORNER (overbrengen der ziekte via de zieke mannen en via hun dochters die zelf gezond blijven) voor de ziekte van LEBER niet geldt en tenminste niet met zekerheid is aangetoond.

De schrijvers konden 10 patienten met atrophie der gezichts-zenuw zelf onderzoeken en bij nog 7 met groote waarschijnlijkheid het bestaan derzelfde ziekte aannemen. Alle zieken waren mannen, onder het groote aantal onderzochten kwam geen enkele manifest-zieke vrouw voor. Het transport van den zieken aanleg geschiedde door gezonde vrouwen, de onderzochte zieke mannen hadden òf geen nakomelingen òf deze waren nog te jong voor het geven van betrouwbare bevindingen.

Voorhands kan voor den erfelijkheidsgang van de ziekte van LEBER slechts de regel van LOSSEN (transport van den zieken aanleg uitsluitend via gezonde vrouwen) geldig worden geacht.

BENDERS.

GOLDSCHMIDT, R., 1920. Der Mendelismus in elementarer Darstellung. (Berlin, P. PAREY, 1920. 77 pp. 15 afb. 6 Mk.).

Naast de uitvoerige studiewerken over erfelijkheidsleer en in het bijzonder over het onderdeel mendelisme, blijft in alle talen nog een ruime plaats voor kortere, meer algemeen-begrijpelijk gehouden boekjes, die voor een wijderen kring van lezers bestemd zijn. Dat in zulke populaire werkjes gevaren schuilen, èn voor den schrijver, die licht over zijn publiek heengaaf, èn voor de lezers, die daaruit vaak scheeve voorstellingen van feiten in zich opnemen, is niet te ontkennen. Maar ik geloof, dat GOLDSCHMIDT zijn doel bereikt heeft, en dat we in zijn bovengenoemd nieuwe boekje een welkome aanvulling mogen zien van de populaire genetische litteratuur. Schrijver bespreekt hierin in het kort de volgende onderwerpen: elementaire

feiten (eenvoudig mendelvoorbeeld, nomenclatuur, meer factoren, domineeren, getalverhoudingen, gametenzuiverheid en splitsing, mendelende eigenschappen en factorenleer, voorbeeld van eenvoudige bastaardanalyse), speciale gevallen van factorencombinatie, mutatie, aanvullingen van MENDELS oorspronkelijk werk (polymerie, koppeling, geslachts-koppeling, onvolkomen koppeling of factorenuitwisseling, multi-pele factoren, lethale factoren, secundaire geslachtskenmerken), het verband tusschen mendelisme en afstammingsleer, (langzame en sprongsgewijze verandering, teeltkeus, aanpassing, mimicry, evolutie en bastaardeering), mendelisme en plantenteelt en fokkerij, mendelisme en eugenica. Zooals te verwachten was, legt GOLDSCHMIDT een zeer nauwen band tusschen factoren en chromosomen, en daarin ligt misschien het eenige bezwaar dat ik tegen het boekje heb; overigens zal het zeker van nut blijken.

SIRKS.

GOLDSCHMIDT. R., 1920. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Zwanzig Vorlesungen für Studierende, Aerzte, Züchter. Dritte, neubearbeitete Auflage (Leipzig, W. ENGELMANN, 1920. 519 pp. 178 afb.).

In 1911 verschenen drie duitsche leerboeken der erfelijkheidsleer: het cytologisch getinte van HAECKER, het experimenteele van BAUR en het meer algemeen gehouden werk van GOLDSCHMIDT. En terwijl eenige jaren tevoren (1909) JOHANNSENS standaardwerk het licht had gezien en sedert nog o a. PLATE'S Vererbungslehre en een duitsche vertaling van BATESONS boek gepubliceerd werden hebben deze alle hun plaats onder de genetische litteratuur weten te behouden; zij allen beleefden herdrukken, GOLDSCHMIDT heeft thans de derde uitgave van zijn boek aan ons voorgelegd. Een uitvoerige bespreking van een derden druk heeft eigenlijk geen zin, omdat het boek door het verschijnen daarvan blijkt bekend te zijn, maar toch kwam het me gewenscht voor, hier de aandacht te vestigen op dit werk. Immers GOLDSCHMIDT heeft het lot gehad, bij het uitbreken van den oorlog in Japan te zijn geweest, daarna naar Amerika te zijn verhuisd en daar den ganschen oorlogstijd door te maken. Dat hij dien tijd gebruikt heeft, en dat hij de prikkelende omgeving der Amerikaansche wereld van genetici heeft



leeren waardeeren, blijkt uit dit boek, zooals het ook nog blijken kan uit uitvoerige andere geschriften, die op het oogenblik van zijn hand ter perse zijn of pas verschenen. GOLDSCHMIDT heeft in Amerika zeker niet stil gezeten, en dat heeft voor hem het goede gevolg gehad, dat zijn werk in de duitsche litteratuur het eerste is, waarin verschillende veranderingen in de genetische opvattingen, onder Amerikaanschen invloed gevormd, merkbaar zijn. Zoo bijv. is de overtuiging, waarmee GOLDSCHMIDT de chromosomentheorie van de erfelijkheid verdedigt, onder den indruk die MORGANS werk maakt, veel krachtiger geworden. Zoo heeft ook het hoofdstuk over geslacht en erfelijkheid belangrijke wijzigingen ondergaan, is GOLDSCHMIDTS houding tegenover het probleem der erfelijkheid van verworven eigenschappen veel sceptischer geworden: „Das Ergebnis der Versuche, eine Vererbung erworbener Eigenschaften zu beweisen, ist also so spärlich, dass man es direkt als negativ bezeichnen kann” oordeelt hij nu (p. 455), terwijl hij in 1911 schreef; „die verschiedenen Tatsachen, die wir jetzt kennen gelernt haben, und die bestimmt sind zu beweisen dass eine Vererbung erworbener Eigenschaften möglich ist . . .” (p. 219). Dit is een van de punten, ten opzichte waarvan GOLDSCHMIDTS boek veel kritischer geworden is, niet alleen ten gevolge van de vermeerdering in het beschikbare feitenmateriaal, maar vooral ook doordat de schrijver zelf kritischer tegenover veel „feiten” is komen te staan en zoo-doende tot zuiverder gevolgtrekkingen is gekomen. GOLDSCHMIDTS Einführung is in zijn nieuwen druk een uitnemende gids geworden.

SIRKS.

GROSS, K., 1920. Ueber Vererbung von Augen- und Haarfarbe und den Zusammenhang beider, (Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie, XIII p. 164—170. 1920).

DAVENPORT vond, dat in het algemeen in de kleur der haren van de zoogdieren en der veeren van de vogels de meer pigmentrijke toestand domineert over den minder pigmentrijken. „Heterozygote ouders met bruine oogen zouden naast kinderen met bruine oogen ook kinderen met grijze of blauwe oogen kunnen verwekken, heterozygote ouders met grijze oogen kinderen met dezelfde oog-

kleur en daarnaast kinderen met blauwe oogen, echter geen met bruine oogen."

GROSS geeft den stamboom (3 generaties) eener familie, in welke het bruin zich niet als eenvoudig dominant gedraagt en waarin een vader met blauwe oogen en bruine haren en een moeder met blauwe oogen en blonde haren onder hun 6 kinderen één hebben met bruine oogen en bruine haren.

Hij kan de in zijn stamboom gegeven feiten het best verklaren door aan te nemen: een grondfactor voor pigmentatie van de iris, een grondfactor voor pigmentatie der haren en een, voor iris en haren gemeenschappelijken, activeerenden factor.

BENDERS.

HAGEM, O., 1919. Einige  $F_2$ - und  $F_3$ -Generationen bei dem Bastard *Medicago sativa*  $\times$  *M. falcata*. (Nyt Magazin for Naturvidenskaberne LVI. p. 149—165).

De bastaard *Medicago sativa*  $\times$  *M. falcata*, ook bekend als *Medicago media* vertoont in den loop zijner ontwikkeling zeer verschillende bloemkleuren, terwijl *M. sativa* steeds eene violette kroon bezit en *M. falcata* eene gele. Bij zijn werk met dezen bastaard is het Schr. vooreerst opgevallen dat de volgorde van deze kleuren niet zóó is, als zij tot nu toe steeds werd opgegeven: van geel over groen naar violet, maar juist omgekeerd, dus violet in knop-toestand, terwijl de kleur in de verdere ontwikkeling overgaat, eerst op groen en tenslotte over groengeel naar geel.

In de door Schr. door zelfbevruchting van één der bastaarden gekweekte  $F_2$ , vertoonden niet alle planten geheel deze volgorde, maar er waren individuen met voortdurend violette bloemen met voortdurend gele bloemen, en verschillende categoriën van tusschenvormen, min of meer gelijk aan de  $F_1$ . Hieruit maakt Schr. op, dat in *Medicago*'s althans voor de bloemkleur Mendelsplitsing optreedt, terwijl hij verder uit zijn resultaten in de  $F_2$  formules van bloemkleurbepalende erfelijke factoren opmaakt voor de  $F_1$  en beide ouderplanten. Deze formules zijn natuurlijk zeer hypothetisch, vooral omdat de, in de  $F_2$  afgesplitste, voortdurend violet of geelbloeiende planten, waarvan het constant zijn de waarschijn-

lijkheid van Mendelsplitsing zeer zou verhoogen, allen steriel bleken te zijn bij zelfbestuiving.

Het belangrijkste van HAGEM's werk is echter het feit, dat gebleken is, dat *M. media* niet zelfsteriel is, zooals tot nog toe steeds werd aangenomen. Wel was in alle generaties een zeer hoog percentage steriel, terwijl de  $F_3$  dit geheel was. Schr. meent, dat dit zeer hooge percentage berust op de geringe quantiteit, en vooral op de slechte qualiteit van het pollen

J. P. BANNIER.

HONING, J. A., 1920. Erfelijkheidsleer zonder Evolutie-theoriën. Rede uitgesproken bij de aanvaarding van het Hoogleeraarsambt aan de Landbouwhoogeschool te Wageningen 23 Nov. 1920. Wageningen, H. VEENMAN.

„Ons past, zegt de nieuw benoemde Hoogleeraar in de Erfelijkheidsleer te Wageningen, aan het einde zijner rede, de grootst mogelijke wetenschappelijke bescheidenheid.”

Zeer zeker, maar iedere deugd kan overdreven worden zooals in casu, als de orator over het door hem te doceeren vak in het geheel niet spreekt, doch volstaat met te zeggen:

„U het belang van het vak voor oogen houden zou zijn, uilen naar Athene dragen. Ik heb het niet gedurfd.”

Hoe verleidelijk het ook voor een ietwat bedeesden, pas benoemen, moge zijn dit voorbeeld te volgen, zoo geloof ik toch niet dat het navolgingswaardig is.

Het publiek dat eene inaugureele rede — ex officio of uit belangstelling — bijwoont, verwacht nu eenmaal wèl iets over het te doceeren vak te hooren.

Ligt zulks niet in het voornemen van den redenaar, dan ware het gepast geweest het gehoor daarop voor te bereiden. En wat ware gemakkelijker geweest dan den titel in overeenstemming met den inhoud te brengen? „Over evolutie-theoriën” zou niet de verwachting gewekt hebben dat de spreker de erfelijkheidsleer zou behandelen; de thans gebruikte titel doet dit wèl.

Blijkbaar gevoelend dat een zekere neerslachtigheid zich gaandeweg van zijn hoorders zou meester maken, montert dr. HONING deze,

tegen het einde, wat op door aan Curatoren te verzekeren: „er zal gewerkt worden.”

Een loffelijk voornemen, dat zeker door dit hooge College met voldoening zal zijn vernomen en dat ons hoop geeft — indien de spreker zijn schroom om zijn studievak te behandelen kan overwinnen — eens 's Heeren HONINGS Erfelijkheidsleer te zullen lezen.

Dus niet over Erfelijkheidsleer handelt de voordracht.

Waarover dan wèl?

Over Evolutie theoriën

Ik hoop later — thans ontbreekt mij daartoe de tijd — op het hieromtrent door den spreker opgemerkte terug te komen, nu slechts dit:

Achtereenvolgens worden de theoriën van LAMARCK, DARWIN DE VRIES en LOTSY besproken en de zwakke plaatsen van deze in een schel licht gezet. Of daarbij steeds „de ons passende grootst mogelijke wetenschappelijke bescheidenheid” inderdaad door den auteur wordt betracht waag ik te betwijfelen, ook of die wijze van behandeling paedagogisch juist is. Appreciatie voor de evolutie-leer zal deze bij de studenten zeker niet gewekt hebben, maar dat wil Prof. HONING ook niet; integendeel, als een verzuchting klinkt het: „ik wilde toch wel dat wij het eens een tijdje zonder evolutie-leer konden stellen”. Waarom? Omdat „men de evolutie-leer beschouwen kan als het dak van het gebouw der erfelijkheidsleer” en er wel iets sportiefs zit in het timmeren aan het dak van een onvoldoend gefundeerd huis, maar dit niet bijzonder vruchtbaar is.

Maar eilieve, cher confrère, hoe staat het met de fundamenteen van het vak waarover gij thans niet spreekt, maar toch niet steeds kunt *blijven* zwijgen?

Hadde uwe redevoering daarover gehandeld, ik zou ze met meer belangstelling gelezen en met meer warmte aanbevolen hebben.

LOTSY.

LOEB, JACQUES, (1919), Forced movements, tropisms and animal conduct. Monographs on Experimental Biology I (London-Philadelphia, J. B. Lippincott Co. zonder jaartal).

Als eerste deel van eene serie „Monographs on experimental Biology”, uitgegeven door LOEB, T. H. MORGAN en OSTERHOUT is

van de hand van den eerste dezer drie een boekje over dierpsychologie verschenen. „Experimental Biology and General Physiology” zeggen de uitgevers in hunne inleiding, „are one and the same science, bij method as well as by contents, since both aim at explaining life from the physico-chemical constitution of living matter.” Als men deze willekeurige beperking der biologie leest, en dan ziet dat het LOEB is, die de dierpsychologie behandelen zal, kan men wel ongeveer vermoeden, wat men te hooren zal krijgen.

Het is dan ook de dogmatische tropismenleer, die LOEB wederom den volke voorzet, zich weinig bekommerend om de vele en velerlei kritiek, die deze leer in den loop der tijden te verduren gehad heeft (laatstelijk nog door VON BUDDENBROCK in het Biol. Centralblatt van 1915). De hoofdlijnen dezer theorie mogen bekend ondersteld worden; de quintessence is, dat de handelingen der dieren samengesteld zijn uit bewegingen, die volkomen mechanisch gedetermineerd zijn, en veroorzaakt worden door asymmetrische evenwichtsverstoringen in de physisch-chemische reacties van hun lichaam ten gevolge van uitwendige prikkels (b.v. licht). Deze bewegingen zijn dus dwangbewegingen, vergelijkbaar met de bewegingen die na bepaalde hersenbeschadigingen voorkomen. Hun gebonden zijn aan die uitwendige prikkels noemt men tropisme, en het gedrag der dieren gaat nu volgens LOEB geheel in zulke tropismen op, waarbij elk psychisch moment ontbreekt.

Na een inleidend hoofdstuk over dwangbeweging, die ten gevolge van operaties aan hersenen of cerebraal-ganglia bij verschillende dieren voorkomen, behandelt schr. de dwangbewegingen, die het gevolg zijn van een door het lichaam gezonden electricischen stroom (z.g. galvanotropisme). Deze bewegingen vertoonen inderdaad overeenkomst met die tengevolge van hersenbeschadigingen, n.l. dat ze laboratoriumprodukten zijn, die in de vrije natuur niet voorkomen, en dus eveneens voor de interpretatie van de natuurlijke handelingen der dieren een vrij gevaarlijk en onbetrouwbaar materiaal uitmaken. De acht daaropvolgende hoofdstukken, ongeveer de helft van het boek, zijn dan aan heliotropisme gewijd. In de houding die de proefdieren aannemen onder den invloed van lichtstralen ziet schrijver overeenkomst met die welke zij aannemen onder invloed van den electricischen stroom, en besluit daaruit, dat ook de bewegingen onder invloed van het licht principieel met galvano-

tropismen overeenkomen. Dit is een gevaarlijke stap, waartegen verschillende waarnemingen in de natuur pleiten. Zoo vliegt de mot niet recht naar het licht toe, maar om het licht heen, en ook andere dieren blijken volstrekt niet zoo mathematisch aan de lichtrichting gebonden. Om dergelijke verschijnselen te verklaren wordt dan o. m. aangenomen, dat het teeken van het tropisme veranderen kan door verschillende oorzaken (voor larven van *Polygordius* b.v. door temperatuurverandering van het water), en werkelijk duikt in dit verband de rups van *Porthesia* weer op, die pos. heliotroop zou zijn als hij nuchter, negatief daarentegen als hij gevoed was, van welke legende al lang de onhoudbaarheid is aangetoond.

Op soortgelijke wijze worden dan geotropismen (bij vastzittende dieren), rheotropismen, stereotropismen, chemotropismen en thermotropismen bij de dieren gevonden. Ref. kan hier niet verder op ingaan. Belangrijker is wat wij van de instinkten te hooren krijgen.

Deze allergewichtigste kwestie wordt in een acht-tal bladzijden afgehandeld. Het moet volgens schr. mogelijk zijn, ook de instinkten in tropistische reacties op te lossen. Een rol kan hierbij gespeeld worden door de hormonen, die, als reddende engelen, op het gewenschte oogenblik de tropismen in gewenschte richting kunnen beïnvloeden. Dat bij enkele der besproken instinktsuitingen, als b.v. de bruidsvlucht der mieren, tropistische elementen een rol spelen, zal niemand ontkennen, wel echter de starre onveranderlijkheid daarvan, en de simplistische opvatting, dat daarmee het instinkt geheel verklaard zou zijn. Dit is een der cardinale fouten van LOEB's tropismenleer, dat zij de ingewikkeldheid der verschijnselen onderschat, en noch met structuur, noch met levensomstandigheden rekening houdt, om van psychische factoren maarte zwijgen. Het zou misschien wel mooi zijn, als het zoo eenvoudig was, maar het is niet zoo.

Ook bij de hogere dieren en den mensch zijn de handelingen volkomen mechanisch gedetermineerd. Om dit aannemelijk te maken doet LOEB een grooten slok water in zijn dogmatischen wijn door aanneming van „memory images” die naast de eigenlijke tropismen zouden optreden. Dit begrip blijft zeer vaag, we hooren slechts dat het „physical agencies” zijn, in elk geval moeten ze

tijdens het individueele leven verworven zijn. Deze memory images zijn zoo sterk, dat ze op hun beurt weer oorzaak van tropismen worden. Maar hiermee is dan ook bij LOEB het wilsleven van den mensch geheel verklaard. „The persistent courtship of a human male for a definite individual female may appear as an example of persistent will, yet it is a complicated tropism in which sex-hormones and definite memory images are the determining factor”. Het valt moeilijk aan te nemen, dat schr. hier nog geheel au sérieux genomen wil worden.

Eene uitgebreide literatuuropgave, misschien het beste deel van het boek, besluit dit werk, dat den indruk nalaat dat LOEB's, naam in andere takken der wetenschap langer voort zal leven dan in die der dierpsychologie.

J. A. BIERENS DE HAAN.

MALINOWSKI, E., 1920. Die Sterilität der Bastarde im Lichte des Mendelismus. (Zschr. ind. Abst. u. Vererb. Lehre. XXII. p. 225—235. 1920.)

Het verschijnsel der steriliteit in bastaarden, wier ouders genotypisch nogal uiteenlopende planten of dieren waren, is door tal van onderzoekers waargenomen en toonde zich meestal in een zoo ingewikkelde gedaante, dat er weinig uitzicht bestond op een eenvoudige mendelistische verklaring. BELLING is zoo gelukkig geweest, bastaarden te verkrijgen, wier steriliteit nogal scherp omschreven was; door zijn soortkruisingen in het geslacht *Stizolobium* verkreeg hij hybriden, die ongeveer 50% steriel stuifmeel en steriele ovula vormden; deze „semi-steriliteit” werd door hem teruggebracht op twee genotypische factoren, waarvan er één aanwezig moest zijn, wilde de plant levensvatbare gameten vormen. Aanwezigheid van beide of afwezigheid was oorzaak dat een gamete te gronde ging. Met behulp van deze factoren K en L was zoodoende de semi-steriliteit te verklaren. KL en kl-gameten waren steriel; alleen Kl en kL-gameten levensvatbaar. De F<sub>2</sub> gaf dan individuen van de typen KKll en kkLL (beide volkomen fertiel) en KkLl (semi-steriel).

Tegen deze verklaring brengt MALINOWSKI bezwaren te berde:

1<sup>e</sup> dat antagonisme van K en L alleen steriliteit van gameten KL, niet van die kl zou verklaren en 2<sup>e</sup> dat de semi-steriele planten in F<sub>2</sub> steeds in de meerderheid waren Daargelaten, dat het eerste bezwaar m. i. niet zeer sterk is, waar niet-levensvatbaarheid van homozygoten positief en negatief voorkomt, is ook de verklaring, die MALINOWSKI er voor in de plaats wil stellen, zeker niet beter dan die van BELLING. MALINOWSKI neemt aan, dat partiële en volledige steriliteit toe te schrijven is aan het samenkomen in een zygote van twee of meer factoren, die niet samenpassen. In het eenvoudigste geval zouden deze elementen, 'A en B, dan in verschillende ouderplanten (AAbb en aaBB) kunnen aanwezig zijn. De F<sub>1</sub> wordt dan AaBb en wordt partieel steriel. Deze steriliteit vertoont zich in gelijke mate in alle typen van gameten, d. w. z. een deel der gameten AB wordt steriel, een ander deel fertiel; zoo ook de andere typen. Zoo kunnen er dus fertiele gameten zijn van alle vier typen: AB, aB, Ab en ab. Daaruit ontstaan dus 16 combinaties, dus alle zygoten van een gewone dihybride F<sub>2</sub>. Van deze 16 zijn er 7 (die waarin A en B niet samen voorkomen) fertiel en 9 (waarin A en B beide aanwezig zijn) min of meer steriel. Zoo zou het surplus aan semi-steriele planten in de F<sub>2</sub>'s van BELLING een verklaring vinden. Zijn er meer factoren bij betrokken, bijv. 4, die paarsgewijs disharmonieeren, dan worden op de 256 F<sub>2</sub>-planten 49 volledig fertiele gevonden, de anderen vertoonen al naar hun constitutie verschillende graden van steriliteit. Dat zich zodoende een schema laat ontwerpen, waarin de partieel steriele bastaarden *Triticum* × *Secale*, door MALINOWSKI onderzocht, ondergebracht kunnen worden, behoeft niet te verbazen; met meer factoren krijgt men inderdaad een zoo groote serie steriliteits gradaties, als in deze F<sub>2</sub> optreedt.

Maar een andere vraag is, of de door MALINOWSKI voorgestelde interpretatie past op de resultaten van BELLING. Dat is m. i. allerm minst het geval. BELLING had inderdaad in zijn F<sub>2</sub>'s een surplus gevonden aan semi-steriele planten, maar er moet hierbij wel de aandacht op gevestigd worden, dat dit surplus in de pollensteriliteit zeer gering was (164 semi-steriele: 157 fertiele) en in de ovula-steriliteit grooter (229ss: 169 f). Die steriliteit van ovula kan heel goed aan andere oorzaken toegeschreven moeten worden, omdat ze ook in planten zonder eenige bekende bastaardnatuur optreedt. BELLING



meent dan ook m. i. terecht, dat de splitsing 1 : 1 verloopt. En bovendien nog, verklaart MALINOWSKI's opvatting in BELLING's resultaten eigenlijk niet het principieele. Indien de steriliteit alleen in de zijgoten iets met de factoren A en B te maken heeft, waarom zijn dan alle gameten AB, Ab aB en ab deels fertil deels steriel? Die steriliteit der gameten, waaraan *alle* typen onderworpen zijn, kan dan niet het gevolg zijn van die beide factoren. En hoe verklaart MALINOWSKI, dat de  $F_1$ -planten in BELLING's werk ook juist *semi*-steriel zijn, dat de  $F_1$  individuen steeds steriele pollenkorrels vormden ten bedrage van 43, 46, 47, 52 % en in de ovula 50, 40, 46, 45 %, m. a. w. steeds ongeveer de helft?

En indien MALINOWSKI's onderstelling juist ware, zouden de AABB-planten onder de  $F_2$ 's toch wel volkomen steriel moeten zijn en zulke planten heeft BELLING, die met  $F_2$ -generaties van een paar honderd individuen werkte, niet gevonden; alleen semi-steriele kwamen in zijn proeven voor.

Het komt me voor, dat MALINOWSKI niet voldoende onderscheid gemaakt heeft tusschen gameten- en zygoten-steriliteit; de steriliteit in het eerste geval huist in de pollenkorrels en in de eicellen en komt ook hierin tot uiting; die van de zygoten komt meestal reeds op een vroeg embryonaal stadium te voorschijn en kan dan het individu doen te gronde gaan. MALINOWSKI zal dus zijn schema moeten herzien, als dit de verschijnselen in BELLING's werk en vermoedelijk ook die in zijn eigen, meer ingewikkelde proefnemingen, wil verklaren.

SIRKS.

MORGAN. Thomas Hunt, 1920. The physical Basis of Heredity. (Monographs on experimental Biology. Philadelphia and Londen. J. B. Lippincott Company. 305 pp.)

In deze bekende reeks monographieën, uitgegeven door JACQUES LOEB, W. J. V. OSTERHOUT en T. H. MORGAN, heeft de laatstgenoemde zijn beroemde *Drosophila*-proeven en de daaruit voortvloeiende beschouwingen omtrent de overerving van eigenschappen neergelegd. Een overweldigend bewijsmateriaal, dat MORGAN's school voor de localisatie der „genen” in het chromosoom in de laatste

jaren heeft bijeengebracht, dat verspreid lag in verschillende opstellen, vindt men hier in beknopten vorm bijeen.

De hedendaagsche Geneticus kan buiten de cytologie experimenteren; haar beteekenis voor de erfelijkheidsleer ontkennen kan hij niet meer: de vier paar chromosomen van *Drosophila melanogaster* hebben hem anders geleerd. Hun aantal komt overeen met de groepen gekoppelde kenmerken; 100 paar „genen” zijn reeds gelocaliseerd in het x-chromosoom, dus aan het geslacht gebonden, 75 paar zetelen in een ander chromosoom. Aan tal van uitwendige kenmerken, als oogkleur, vleugelvorm enz. liggen deze „genen” ten grondslag. Tevens zijn er „genen” ontleed van levensbeteekenis voor het individu, getuige de z.g. lethale factoren die 20 keer in het x-chromosoom, 15 keer elders werden gevonden en die, waar ze bij kruising in homozygoten vorm voorkomen, den dood van den kiem tengevolge hebben. Deze lethale factor kan oorzaak wezen van een verandering in de verwachte getalverhouding der Mendelkruising, evenals het verschijnsel der „crossing-over”, dat aan een uitwisseling van „genen” tusschen homologe chromosomen van vaderlijke en moederlijke herkomst te danken is. Het is dit laatste verschijnsel, dat MORGAN juist in staat heeft gesteld op vernuftige wijze de „genen” in het chromosoom een zeer bepaalde localisatie toe te kennen: de frequentie van deze overkruising is namelijk een maatstaf geworden voor den afstand tusschen twee „genen”. Het is bekend, dat MORGAN de oorspronkelijke waarneming van GRÉGOIRE over de intieme aanraking tusschen vaderlijke en moederlijke chromosomen in het synapsis-stadium der spermatogenese en oögenese heeft gebruikt om in dit stadium het tijdstip der uitwisseling van „genen” vast te leggen. Dit is natuurlijk het hypothetische deel van MORGAN's betoog, waarvoor hij bewijsgronden tracht bijeen te brengen. Onopgehelderd is nog, waarom bij de mannelijke *Drosophila* dit verschijnsel der „genen” uitwisseling ontbreekt, en alleen bij het wijfje is waargenomen, terwijl het bij *Pisum sativum* in beide geslachten voorkomt. In tegenstelling met deze uitwisseling van „genen”, werd nimmer besmetting van één „geen” door een ander „geen” gevonden, getuige de heterozygoot voor drie recessieve factoren door MÜLLER gekweekt zonder eenige verzwakking dier factoren in de reeks van 75 generaties.

Het zijn, zooals van zelf spreekt, deze merkwaardige proeven van MORGAN en zijn leerlingen, die de kern vormen van de hier aangekondigde monographie met een omlijsting zooals men die in alle hedendaagsche boeken over genetica vindt. Maar de nadruk is hier gelegd op de cytologische basis; vandaar dat aan de individualiteit der chromosomen vele bladzijden zijn gewijd.

Men kan niet zeggen, dat the *Physical Basis of Heredity* gemakkelijke, evenmin dat het onderhoudende lectuur is. Ik vraag mij zelfs af, of iemand, die de publicaties van MORGAN's school nog niet kende, veel van dit boekje profiteeren zal en in dat opzicht beantwoordt het niet aan het doel dat een der enthousiaste uitgevers dezer reeks, JACQUES LOEB, zich voorstelt. LOEB wenscht namelijk bij het biologisch onderwijs handboeken door monographieën vervangen te zien. Daargelaten de ééNZijdigheid, die elke monographie eigen is, geloof ik, dat de oningewijde student van dit boek weinig plezier zal beleven; met name wat de hoofdstukken over de localisatie der „genen” betreft. Voor den meer deskundige liggen er naast veel bekende feiten verscheidene lezenswaardigheden in MORGAN's boek verborgen en deze zal ook minder de dupe zijn van de kleine slordigheden, die in den vorm van enkele onjuiste citaten en drukfouten het boekje aankleven.

Belangrijk zijn o. a. de beschouwingen over het dominantie- begrip en de overzichtelijk krommen, die hierop betrekking hebben; verder het hoofdstuk over mutatie en over de rol, die de lethale factor speelt bij het tijdelijk verborgen houden van reeds in den stam aanwezige mutaties. Tevens wijs ik op MORGAN's uitingen over orthogenesis en op zijn verklaring van het gedrag den *Oenotheren*-bastaarden. Aan zijn slotwoord, dat verwantschap door onmiddellijke afstamming van minder belang is dan verwantschap door bezit van overeenkomstige „genen”, zal wel niemand onzer meer twijfelen.

MORGAN heeft met zijn *Drosophila*-culturen en met een staf van medewerkers de Columbia University voor een jaar verlaten om in Californië, vrij van onderwijsbeslommeringen, dit bewonderenswaardige werk der experimenteele Genetica voort te zetten.

M. A. VAN HERWERDEN.

NILSSON. N. HERIBERT, 1920. Ein Uebergang aus dem isogamen in den heterogamen Zustand in einer Sippe der *Oenothera Lamarckiana*. (*Hereditas* 1. p. 213—220. 1920).

Een individu van *Oenothera Lamarckiana*, in 1910 in de cultures van den schrijver opgetreden, onderscheidde zich van de normale planten door de geelgevekte bladeren, waaraan de naam *flavescens* ontleend werd. Met deze plant werden in de jaren 1910—1914 tal van proefnemingen uitgevoerd: zelfbestuivingen en kruising met normale exemplaren. Zelfbestuiving van de oorspronkelijke plant, die behalve *flavescens* (F) nog roodnervig (R) was, gaf in 1911 14 nakomelingen, nl. 12 FR : 2 Fr, dus alle van het *flavescens*-type; één FR-plant hieruit leverde in 1912 141 nakomelingen, als volgt in 4 groepen verdeeld: 73 FR : 30 Fr : 25 fR : 13 fr (F = *flavescens*, f = effengroen, R = roodnervig, r = witnervig). Van de eerste groep werd 1 individu geïsoleerd (nakomelingschap in 1913 91 FR : 21 Fr), van de tweede 2 (nakomelingschappen resp. 247 Fr en 3 Fr), van de derde 2 (nakomelingschappen resp. 103 fR : 38 fr en 29 fR : 8 fr) en van de vierde 1 (nakomelingen 42 fr). Opvallend is dus in de resultaten der zelfbestuivingen, dat in 1911 (op 14 individuën) geen enkele groene optrad, en evenmin in 1913 (op 102 en op 247 planten). Toch zal dit wel aan het toeval moeten toegeschreven worden, daar in 1912 de splitsing vrij mooi volgens 9 : 3 : 3 : 1 verliep, wat de eerste regelmatige dihybride splitsing in *Oenothera*, ondanks al het zorgvuldige *Oenothera*-werk, beteekent.

De kruisingen zijn van meer belang en ook in hun verloop zeer eigenaardig. In 1910 werd reeds de kruising gemaakt *flavescens* ♀ × *Lamarckiana* ♂ en de F<sub>1</sub> hiervan in 1911 was niet homogeen, maar splitste reeds in 9 *flavescens*: 3 groene planten. Met zekerheid volgt daaruit, dat de oorspronkelijke *flavescens*-plant als ♀ heterozygoot was. Van deze F<sub>1</sub>-planten werden 2 FR en 1 fr voor verdere proeven gebruikt, en wel voor verdere zelfbestuivingen, waarin de beide FR-individuën splitsten in resp. 27 FR : 8 Fr en 28 FR : 15 Fr dus ten aanzien der *flavescens*-bladeren constant waren; het fr-exemplaar gaf alleen 116 fr-planten.

De onderlinge kruising der beide FR-planten gaf ook alleen *flavescens*-planten (1 FR: 3 Fr), maar de kruising van een dier

FR-individuën als ♂ met de fr-plant als ♀ gaf de splitsing 17 FR : 19 Fr. : 120 fR : 88 fr, opvallend om het zéér kleine aantal *flavescens*-planten, dat er in voorkomt. Deze constantheid der *flavescens*-planten, die als kunstmatige bastaarden hadden moeten splitsen, toonde dat hier een storing in het spel was, die niet zoo dadelijk doorzien kon worden. De oplossing van deze moeilijkheid werd gevonden door een kruising in 1913 van een der bovengenoemde 116 fr-planten, als ♀, met een der 247 Fr-individuën, boven onder de nakomelingen na zelfbestuiving vermeld. Deze kruising gaf 27 planten, die tegen alle verwachting groen waren. Daar echter *flavescens* over groen domineert, is dat alleen te begrijpen, door aan te nemen, dat de *flavescens* uitsluitend groene stuifmeelkorrels gevormd heeft, en dus heterogaam was, ten aanzien der *flavescens*-eigenschap. Schrijver meent nu, dat het voor de hand ligt aan te nemen, dat de heterogamie volledig is, zoodat de vrl. gameten alle den factor F bezitten, de mnl. deze alle missen. Dan zijn dus alle nakomelingen Ff-individuën en zou alles regelmatig verlopen volgens den aard der *Oenothera*'s.

Maar toch bestaat er een zeer belangrijk verschil tusschen de gewone *Oenothera*-heterogamie en die van den *flavescens*-factor. Immers deze laatste kan ook isogaam optreden, getuige de splitsing in 73 FR : 30 Fr : 25 fR : 13 fr of 3 F : 1 f, zooals bovenvermeld. Er moet dus ergens tijdens NILSSON's proefnemingen, een overgaan van den isogamen in den heterogamen toestand plaats gevonden hebben. En dat is een punt van principieel belang, waardoor de beteekenis der *flavescens*-planten zeer groot wordt.

De afwijkende splitsing 17 FR : 19 Fr : 120 fR : 88 fr meent schrijver voorloopig aan certatie te moeten toeschrijven, waarbij dan als bijzonderheid zou komen, dat de F-factor even sterk vertragend op de groeisnelheid van de pollenbuis zou moeten werken als de R-factor versnellend werkt. De juiste verklaring hiervan zal nog wel uit NILSSON's verdere onderzoekingen met *flavescens*-planten, die hij thans gelukkig voortzet, blijken.

SIRKS.

TÄCKHOLM, G., 1920. On the Cytology of the genus *Rosa*, A preliminary note. (Svensk Botanisk Tidskrift. 1920. Bd. 14, 2—3, p. 300—311).

Het reusachtige geslacht *Rosa* wordt door CRÉPIN in 5 sectie's verdeeld. Twaalf van deze heeft de auteur cytologisch onderzocht. De 3 sectie's, die hij nog niet heeft kunnen onderzoeken zijn die der *Laevigatae* (met slechts ééne Chineesche soort), der *Minutiflorae*, die slechts twee Amerikaansche soorten omvat en die der *Bracteatae* uit twee Aziatische soorten bestaande. In het geheel werden ongeveer 230 verschillende vormen onderzocht van welke niet minder dan 120 van KEW afkomstig waren. Alle materiaal werd gedroogd en de determinatie gerevideerd door den bekenden Zweedschen rozenkenner S. ALMQUIST.

De auteur hoopt spoedig in staat te zijn een compleet rapport over zijn onderzoek uit te brengen, de voorloopig medegedeelde resultaten zijn echter van zooveel belang, dat ik gemeend heb deze reeds nu den lezers van *Genetica* te moeten mededeelen.

Doel van het onderzoek was de oorzaak der polymorphie in dit daaraan zoo rijke geslacht op te sporen en in verband hiermede de lijnen volgens welke zich de *Rosa*-soorten gevormd hadden, den aard van de apomiktische of diploïde reproductie en het voorkomen daarvan zoowel in het heele geslacht als bij die soorten die zich ten deele sexueel (haploid), ten deele apomiktisch (diploid) voortplanten.

Het fundamenteele haploïde chromosomengetal van *Rosa* bleek 7, niet 8 te zijn, zooals STRASBURGER meende.

Ten opzichte hunner cytologie kunnen de rozen verdeeld worden in twee zéér verschillende soortsgroepen nl.:

a) de zeer polymorphe *Canina*-groep in den wijdsten zin, omvattende de *Caninae*, (*canina* + *dumetorum*) *Afzelianae* (*glauca* + *coriifolia*), *Villosae*, *Tomentosae*, *Rubiginosae*, *Agrestes*, *Junzilianae*, *Stylosae* en *rubrifolia*, d.w.z. bijna alle in Europa, Noord-Africa en West-Azië voorkomende rozen.

b) alle andere secties.

Om met deze laatsten te beginnen: bij deze zijn de chromosomen alle — zooals gebruikelijk is — in de diakinese gepaard en wel treffen wij 7, 14 of 21 paren aan.

Bij de *Canina*-groep daarentegen treffen wij in de heterotypische kerndeeling altijd naast gepaarde (bivalente), ongepaarde (univalente) chromosomen aan en wel gewoonlijk in de verhoudingen: 7 gepaarde + 14 ongepaarde, of 7 gepaarde + 21 ongepaarde of 7 gepaarde + 28 ongepaarde.

Dit feit is analoog aan dat van den, door ROSENBERG beschreven, bastaard tusschen *Drosera rotundifolia* en *longifolia* van welke de eene 10, de andere 20 chromosomen heeft, zoodat de bastaard 10 gepaarde + 10 ongepaarde chromosomen bezit.

Wij zagen reeds, dat bij de „normale” rozen, dus bij alle rozen, die alleen gepaarde chromosomen bezitten, het aantal paren 7, 14 of 21 bedraagt.

De somatische getallen zijn dus:			De planten zijn:
bij Type 1	14		diploid
„ 2	28		tetraploid
„ 3	42		hexaploid.

Diploide en tetraploide rozen zijn ongeveer even algemeen, hexaploide zijn zeldzamer.

*Diploid* zijn b.v. alle onderzochte vormen van de sectie *Systylae*, *persica*, *Banksiaz*, *carolina*, *nitida*, *gymnocarpa*, *pisocarpa*, *blanda*, *arkansana*, *rugosa*, *macrophylla*, *microphylla*, *sericea*, *oméiensis*, *lucens*, *elegantula*, *Hugonis*, *Wilmottiae*, *sertata*, sommige vormen van *Chinensis*, *cinamomea*, *Fendleri*, *bergeriana*, *laxa*, *nutchana*, *Woodsii*, *webbiana*, en talrijke hybriden.

*Tetraploid* bleken te zijn: alle onderzochte vormen van *gallica*, twee variëteiten van *damascena* (*variegata*, „York and Lancaster” en *trigintipetala*, de roos waarvan in Bulgarijë de rozenolie gemaakt wordt), *centifolia* var. *muscosa*, *lutea*, *hemisphaerica*, *pimpinellifolia*, *lucida*, *humilis*, *Davidi*, *dahurica*, *fedtschenkoano*, *pratincola*, de meeste tot *pendulina* en *acicularis* behoorende vormen; sommige variëteiten van *cinnamomea*, *Moyesii* en *setipoda*, en vele hybriden, waaronder alle onderzochte tuinrozen, tot de groepen der remontants, thee-hybriden en *Pernetiana's* behoorend.

*Hexaploidie* werd gevonden bij *Sweginzowii* en bij exemplaren tot *acicularis*, *Fendleri*, *nutchana*, *manca*, *setipoda* en *Moyesii* behoorend.

Uit het bovenstaande blijkt, dat sommige „soorten” „varieteiten” met verschillende chromosomengetallen bezitten, b.v. *cinnamomea acicularis* en *nuthana*.

Alle rozen van de typen 1 t.m. 3, die uitsluitend gepaarde chromosomen bezitten, planten zich wel gewoon sexueel voort, er is ten minste geen reden om dit niet aan te nemen.

*Bij de rozen, die gepaarde (bivalente) en ongepaarde (univalente) chromosomen bezitten vinden wij:*

Type.	Bivalente	Univalente.	Somatisch.	de planten zijn:
4	7	7	21	triploid
5	7	14	28	tetraploid
6	7	21	35	pentaploid
7	7	28	42	hexaploid
8	14	7	35	pentaploid
9	14	14	42	hexaploid
10	variabel	variabel	32—36	anorthoploid.

(alleen bij „sexueele” bastaarden).

De *triploïde* met 7 gepaarde en 7 ongepaarde chromosomen kunnen verklaard worden als bastaarden van twee geslachtelijke vormen van welke de eene 7 en de andere 14 chromosomen in de gameten had. De reductie-deeling in de pollenmoeder-cellen komt geheel met het schema van den *Drosera*-bastaard overeen. Tot deze groep behooren:

Twee struiken van *chinensis* (*lindica*) van Kew, *gallica* × *cinnamomea* („*turbinata*” van Kew), *acicularis* × *cinnamomea* (van Uppsala), *blanda* × *pendula* (Uppsala, en *centifolia major* hort. Op dezelfde wijze: als een bastaard tusschen normaal sexueele rozen — in dit geval tusschen een diploïde en een hexaploïde roos — kan struik U 31 uit den Hortus Bergianus Stockholm (type 8) verklaard worden en die genoteerd staat als een bastaard tusschen *pendulina* en (*acicularis* of *nuthana*). Ook hier verloopt de reductie-deeling volgens het *Drosera*-schema. Tot ditzelfde type (14 bivalente + 7 univalente) behooren *britzensis* uit Koerdistan, één „varieteit” van *damascena*, en één exemplaar van *involuta*, welke echter pas in de gedetailleerde publicatie nader besproken zullen worden.

De *tetraploïde*, *pentaploïde* en *hexaploïde* rozen van de typen 5, 6 en 7 behooren tot de *Canina*-groep. Tetraploid (7 ge-



paarde + 14 enkele = 28) zijn alle vormen van *villosa* waaronder *pomifera* en *rubrifolia*. Pentaploid<sup>1)</sup> (7 gepaarde + 21 enkele 35) zijn alle vormen tot het oude species-complex *canina*, *dumetorum*, *glauca* en *coriifolia* behoorend; verder: sommige vormen van *stylosa*, alle onderzochte vormen van *tomentosa* en meerdere soorten der subsectie *Rubiginosae* b.v. *rubiginosa*, *Seraphini*, *sylvicola*, *micrantha*, *nitidula*, *sicula*, *hungarica* en sommige vormen van *glutinosa*.

Hexaploidie (7 gepaarde + 28 enkele = 42) werd gevonden bij *glutinosa* \**libanotica*, *zagrabiensis*, *Klukii*, *junzilliana*, *Dingleri* en een *stylosa*-vorm.

Bij 2 soorten, tot de *caninae* behoorend, werden 14 in plaats van 7 gepaarde chromosomen gevonden nl bij *britzensis* (14 gepaarde + 7 enkele = 35, type 8) en *omissa* (14 gepaarde + 14 enkele = 42, type 9).

Bij al deze rozen van de *Canina*-sectie, verloopt de reductie-deeling verschillend in de makro- en mikrorganotokonten.

Daar er univalente chromosomen in het plasma geraken, daar kleine kernen vormen en rond deze mikrosporen, ontstaan uit iedere pollenmoedercel 4 groote („gewone”) mikrosporen en een groot aantal kleine. De groote mikrosporen bezitten alle 7 chromosomen van de bivalente afkomstig en 0 tot meerdere univalente, de kleine bezitten nooit descendenten der bivalente, maar alleen univalente.

*Het minimum aantal chromosomen der groote mikrosporen bedraagt dus 7 (alle descendenten van bivalente), dat der kleine kan nog kleiner zijn; nooit zijn er descendenten van bivalente chromosomen in de kleine mikrosporen, wel kunnen er univalente in de groote voorkomen.*

Sommige mikrosporen — vermoedelijk die welke descendenten der bivalente chromosomen bevatten — ontwikkelen zich tot pollenkorrels en kunnen in suikeroplossing tot kieming gebracht worden; bij *R. rubiginosa* bedraagt dit aantal  $\pm 16\%$ . Niettegenstaande deze pollenkorrels een betrekkelijk klein aantal chromosomen moeten bevatten (minder dan de helft van het diploide aantal), soms zelfs slechts  $\frac{1}{4}$  daarvan, moeten zij tot bevruchting

1) De eerste gevallen van pentaploidie bij wilde „soorten.”

in staat zijn, daar anders de vorming van hybriden binnen de *canina*-sectie (experimenteel aangetoond door MATSSON en in de natuur door het bestaan van vele spontane bastaarden) onbegrijpelijk zou zijn. Het groote aantal geaborteerde pollenkorrels bij deze rozen, het directe gevolg der onregelmatige verdeling der ongepaarde chromosomen bij de reductie-deeling, is het gevolg van den hybriden oorsprong van deze rozen der *Canina*-groep (zie later). De tetraploide en hexaploide „soorten” gedragen zich bij de vorming van het pollen precies op de zelfde wijze als de pentaploide en ook het verloop der deelingen in de makrogonotokonten is bij alle drie gelijk; wij kunnen dus volstaan met te beschrijven wat bij een pentaploiden vorm (7 gepaarde + 21 ongepaarde) geschiedt. Dit is zeer eigenaardig; in de kern van de makrogonotokont (embryozakmoeder cel) verdeelen zich de chromosomen der paren bij de heterotypische deeling regelmatig over de beide kernpolen, maar alle univalente gaan naar de mikropylaire pool.

Het gevolg is dat de het dichtst bij de mikropyle gelegen dochterkern 28 chromosomen ontvangt (7 descendenten van bivalente + 21 univalente), de chalazale uitsluitend descendenten van bivalente en wel 7. De volgende deeling is een gewone homotypische, zoodat het resultaat is, dat uit iedere makrogonotokont 2 groote makrosporen met 28 chromosomen en twee kleine met slechts 7 ontstaan. Slechts in  $\pm 20\%$  kwamen afwijkingen van het hier beschrevene voor, in welke een grooter of kleiner aantal univalente chromosomen naar de chalazale pool gingen. Eieren, ontstaan uit makrosporen met 28 chromosomen (dus  $\frac{4}{5}$  van het somatische aantal, 35), kunnen bevrucht worden, zooals blijkt uit een studie van de chromosomen-stellen van bastaarden tusschen pentaploide en normaal sexueele rozen met bekend chromosomengetal. *Bij de pentaploide rozen der canina-sectie is dus het chromosomengetal der eieren vaak ongeveer  $4 \times$  zoo groot als dat der pollenkorrels.*

Een kruising tusschen een *gallica* ( $x = 14$ ) en een pentaploide *canina* (in het pollen 7 tot ongeveer 15 chromosomen, in de eieren 28 of soms minder) zou, indien de laatste de moeder was, een baard moeten geven, die theoretisch de meeste kans zou hebben  $14 + 28 = 42$  chromosomen te bezitten. Indien verder de 14 *gallica*-chromosomen met hetzelfde aantal chromosomen van de penta-

ploide roos conjugeren moeten er 14 bivalente en 14 univalente chromosomen in de diakinese van den bastaard aanwezig zijn. De auteur vond precies d't aantal gemini en enkelingen bij de gewone witte roos *R. alba* L. die algemeen voor een bastaard tusschen *gallica* en *dumetorum*, welke laatste pentaploid is, gehouden wordt. *En dit niet alleen, maar alle andere door den auteur onderzochte vormen, die als hybriden tusschen caninae en rozen van andere secties gedetermineerd waren, bleken het theoretisch veronderstelde chromosomen-getal te bezitten, b.v. hibernica (canina  $\times$  pimpinellifolia), zekere vormen van involuta (tomentosa  $\times$  pimpinellifolia), andere vormen van involuta (villosa  $\times$  pimpinellifolia) en canina  $\times$  pendulina. Cytologisch onderzoek kan dus bij het controleeren van een veronderstelden hybriden oorsprong van rozen van nut zijn, soms zelfs uitmaken tot welke groep van soorten de ouders van een bastaard behooren (vergelijk de bovengenoemde involuta-vormen).*

Ofschoon de soorten der sectie *Caninae* instaat zijn tot geslachtelijke voortplanting (getuige de proeven van MATSSON en de vele spontane hybriden) vormen zij bijna uitsluitend op apomictische wijze zaad, zooals experimenteel bewezen is door MATSSON, SCHWERTSCHLAGER en anderen. *De chromosomen-getallen bewijzen dit; de genoemde combinaties van bivalente en univalente chromosomen in zuivere veelvouden van 7, zooals de auteur die in bijna al zijn onderzocht materiaal aantrof, blijven namelijk niet bewaard in struiken, die op sexueele wijze zijn ontstaan.* Bij spontane hybriden toch, tot deze sectie behoorend, vond TÄCKHOLM zeer verschillende chromosomengetallen nl. 32—36 somatische met het aantal bivalente en univalente chromosomen vrij sterk varieerende (type 10, anorthoploïde-vormen) Hieruit volgt dat een struik uit de groep der *Caninae*, die de bivalente en univalente chromosomen niet in zuivere veelvouden van 7 bevat (of direct of in een voorafgaande generatie) uit zaad, dat ten gevolge van bevruchting gevormd is, ontstaan moet zijn. Uit de chromosomen-getallen kan dus besloten worden welke soorten apomictisch zaad vormen; dit doen alle onderzochte rozen der sectie *Caninae* in den wijdsten zin. Met welk soort van apomixis wij hier te doen hebben, is nog niet duidelijk; apogamie kan het niet zijn, daar alle makrogonotokonten reductie deeling vertoonen. Geen enkel positief-bewijs voor

aposporie werd gevonden, of er apomictische embryo's door nucellus-knoppen ontstaan kan de auteur nog niet zeggen, daar de onderzochte stadia daarvoor te jong waren; dit deel van het onderzoek wordt voortgezet.

De auteur besluit:

1. Alle onderzochte soorten en vormen der sectie *Caninae* d. w. z. de meerderheid der onderzochte, in Europa, N. Afrika en W. Azië ontstane rozen, zijn zeer oude,  $F_1$  bastaarden, die zich, sedert hun ontstaan, vele duizende jaren geleden, door apomictische voortplanting staande hebben gehouden.
2. De anorthoploide struiken met variable chromosomengetallen zijn  $F_2$ 's of latere generaties van kruisingen tusschen twee  $F_1$  individuen, tot verschillende soorten behorend.
3. Het vermogen om apomictisch zaad te vormen ontstond waarschijnlijk in verband met deze oude kruisingen.
4. Om de eigenaardige chromosomengetallen in de Canina-sectie te verklaren moet het bestaan van sommige normaal sexueele rozen met hogere chromosomengetallen dan de door hem gevondene aangenomen worden nl. octoploide ( $x = 28$ ) en decaploide ( $x = 35$ ). Uit kruisingen tusschen diploide ( $x = 7$ ) en hexaploide ( $x = 21$ ) ontstonden de tetraploide *villosa* en *rubrifolia* (7 bivalente + 14 enkelingen = 28). De ouders der pentaploide (7 bivalente + 21 enkelingen = 35) zijn waarschijnlijk diploid ( $x = 7$ ) en octoploid ( $x = 28$ ) geweest en de ouders der hexaploide (7 bivalente + 28 enkelingen = 42) diploid ( $x = 7$ ) en decaploid ( $x = 35$ ). Het zou interessant zijn te weten te komen of er thans nog normaal sexueele rozen met hogere chromosomen getallen dan hexaploide ( $x = 21$ ) bestaan.
5. De enorme polymorphie, die de sectie *Caninae* karakteriseert kan, tot een hooge mate, door deze opvallende hybridisatie verklaard worden. Echter hebben mutatie-verschijnselen zonder twijfel tot de polymorphie bijgedragen. In dit geval moeten de mutaties vegetatief zijn geweest bij apomictische vormen. MATSSON toch (Svensk Bot. Tidskr. 1912) kreeg in een zaaisel van *to-mentosa subcristata* enkele van de moeder afwijkende vormen. De bloemen waren niet gecasteerd. Toch was een dezer vormen, die TÄCKHOLM onderzocht waarschijnlijk niet langs sexueelen weg ontstaan, want het chromosomenstel was precies hetzelfde

als dat van de *tomentosa*-vormen van het  $F_1$  type (7 gemini + 21 ongepaarde chromosomen).

Kritiek, zoo noodig, kan pas na het verschijnen van het gedetailleerde werk worden uitgeoefend, dat vegetatieve „mutaties” van een apomictischen bastaard, heel iets anders zijn dan de DE VRIES'sche mutaties mag echter thans al wel opgemerkt worden.

LOTSY.

YAMPOLSKY, CECIL, 1919. Inheritance of sex in *Mercurialis annua* (Amer. Journ. Bot. 6. 1919. p. 410—442.)

— 1920. The Occurrence and inheritance of sex intergradation in plants (Amer. Journ. Bot. 7. 1920. p. 21—38.)

— 1920. Sex-intergradations in the flowers of *Mercurialis annua* (Amer. Journ. Bot. 7. 1920. p. 95—100.)

— 1920. Further observations on sex in *Mercurialis annua* (Amer. Nat. LIV. 1920. p. 280—284.)

YAMPOLSKY is één van die jongere Amerikanen, die zich niet meer kunnen vereenigen met de meeningen van CORRENS en diens navolgers op het gebied van geslachtsvererving, maar die hunne verklaring over dit probleem veeleer zoeken in de formule: „like tends to beget like”. Dat hij echter niet eene te éénzijdige waarde hecht aan deze uitspraak, maar een open oog heeft voor verschijnselen, die te ingewikkeld zijn om door deze eenvoudige wet zonder meer verklaard te worden, blijkt wel uit zijn jongste publicaties van Januari—Juni 1920, waarin hij eene oplossing tracht te vinden voor de zoo veelvuldig voorkomende verschijnselen van intersexualiteit. Schr. werkte voornamelijk met *Mercurialis annua*, waarbij hij uitging zoowel van zaad van planten, tot nog toe bekend als éénhuizig, als van z. g. n. mannelijke en vrouwelijke planten. Bij beide laatste vormen komen veelal tusschen een groot aantal bloemen van het bepaalde geslacht enkele bloemen voor van het andere geslacht. In beide gevallen heeft Schr. de planten geïsoleerd en door geitonogamie zaad doen ontstaan, dat, indien er geslachtsheterozygotie in ééne der kiemcellen aanwezig zijn zou, het leven behoorde te schenken aan planten van verschillend geslacht. Dit nu was niet het geval; zoowel uit de zaden

van de mannelijke, als van de vrouwelijke planten kwam zonder uitzondering weer dat geslacht te voorschijn, dat in de ouderplant overwegend geweest was. Deze verschijnselen bleken in verscheidene opeenvolgende generaties zoo te blijven. Hier kan dus in alle kiemcellen van de z. g. n. mannelijke plant slechts de mannelijke tendens aanwezig geweest zijn, en in die van de vrouwelijke plant slechts de vrouwelijke.

De planten, die Schr. als éénhuizig ontvangen had, bleken mannelijke, vrouwelijke en hermaphroditische bloemen in zeer varieerende vormen te dragen. Hier moet dus inplaats van over éénhuizigheid, over polygamie gesproken worden. Ook hier bleek de door geitonogamie verkregen volgende generatie dezelfde verhoudingen van de bloemvormen te bezitten. In dit geval schijnt dus niet ééne bepaalde geslachts-tendens, maar de factor voor polygamie door beide kiemcellen op den nakomeling overgebracht te worden.

In de tweede hierboven genoemde publicatie heeft Schr. nagegaan in hoeverre geslachtsintergradatie in het plantenrijk aanwezig is. Hij vond dit verschijnsel aanmerkelijk verspreid en geeft nu eene uitgebreide lijst van het voorkomen ervan bij de verschillende familie's. Ook classificeert Schr. de graden van ontwikkeling van de mannelijke en vrouwelijke geslachtsorganen als vormen van functioneele en structureele variatie. Eene verklaring van het voorkomen van geslachtsintergradatie zoekt Schr. bij de leer van de varieerende potentie's in de kiemcellen. Eicellen zoowel als pollenkorrels zouden verschillende „sterkte” van mannelijkheid en vrouwelijkheid bezitten. Bij de bevruchting zouden dus in verschillende gevallen zeer uiteenlopende graden van beide geslachten samenkomen en zodoende zouden nakomelingen velerlei vormen van geslachtelijkheid kunnen vertoonen. Hier wordt dus STRASBURGERS opvatting over de mogelijkheid van verschillende sterkten in het pollen uitgebreid. Deze verklaring brengt het probleem wel tot eenen gemakkelijker vorm terug, maar rust, bij gebrek aan tastbare bewijzen, nog niet op zeer vasten bodem. Ook Schr. zelf zal er wel niet te krampachtig aan vasthouden, want in zijne publicatie, die als derde hierboven genoemd wordt, legt hij sterk den nadruk op de mogelijkheid van periodische verandering van het geslacht. Hij gaat hier denken aan eene epigenetische geslachtsbepaling,

hetgeen hij als volgt uitdrukt: „In the various transitional forms there seems to be no definite factor which determines the sex of the flower; pistil passes into stamen and stamen into pistil at any time in its development. The argument for strict sex segregation is obviously nullified because of the behavior of these forms. The line of demarcation between what is male and what is female is wavering and vague. The evidence brought out here tends to emphasize an epigenetic condition for sex rather than the presence of definitely localized qualitative or quantitative factors”.

Zodoende opmerkzaam geworden op de waarschijnlijkheid, dat in de kiemcellen de geslachtstendens niet zóó stevig vastgelegd is, als door velen gemeend wordt, onderzoekt Schr. welke gevallen bekend zijn, waarbij geslachtsdifferentiatie optreedt in den gametophyt. Daar deze laatste bij de mossen eene zoo belangrijke plaats inneemt, zal eene dergelijke differentiatie vooral hier duidelijk kunnen aan den dag komen. En werkelijk zijn bij vele mossen gevallen van geslachtsdifferentiatie in den gametophyt beschreven. Maar ook bij varens komt hetzelfde wel voor. Hierbij en ook bij hogere planten treedt verder meermalen transmutabiliteit van den eenen vorm van geslachtsorganen op den anderen op. Waarom zou het dan niet mogelijk zijn, dat in den gametophyt van deze hogere planten ook geslachtsdifferentiatie bestaat? In ieder geval is het zeer belangrijk, dat bij het onderzoek naar geslachtsvererving en -bepaling meer dan vroeger de aandacht gevestigd wordt op den gametophyt.

J. P. BANNIER.

## REGISTER.

- AAKERMAN** 97-8, 112, 114, 185, 365-6,  
**ABDERHALDEN** 59, 418. [373.  
**ABEL** 442.  
*Abies* 228.  
*Acer platanoides* 95.  
*A. platanoides digitata* 96.  
*A. pseudoplatanus* 94.  
**ACKERT** 80, 244 vv.  
*Adalia* 231.  
 affiniteit 30.  
*Agaricus melleus* 436.  
**AGASSIZ** 73.  
 albina-vormen 91 vv.  
 albomaculata-vormen 92.  
 albomarginata-vormen 91.  
**ALBRECHT** 312.  
 aleuronkleur bij mays 452.  
**ALLEN** 253.  
**ALMQUIST** 547.  
*Alytes obstetricans* 65, 440.  
**ANCEL** 374.  
 animalculisten 323.  
*Anser hyperboreus* 297.  
*Antennaria decipiens* 267.  
*A. rosea* 267.  
*Anthurus australiensis* 530.  
*A. borealis* 531.  
*A. borealis var. Klutzingii* 531.  
*A. Claracianus* 530.  
 antilichamen 41.  
*Antirrhinum* 91 vv., 169, 215.  
*A. glutinosum* 169, 185.  
*A. majus* 163, 169, 185, 279.  
*A. rhinanthoides* 170.  
**Anura** 67.  
 apogamie 216 vv.  
*Aquilegia* 91.  
*Arcella dentata* 244 vv.  
**AREMBERG** 220.  
**ARISTOTELES** 324 vv., 465.  
*Ascaris lumbricoides* 463.  
**ASCHOFF** 319.  
*Aspergillus* 462.  
*Aspidistra* 440.  
*Aspidium* 382.  
*Asplenium* 382.  
 atrophie v. gezichtszenuw 532.  
 bananenvlieg, zie *Drosophila*.  
**BANDA** 477.  
**BANNIER** 451 vv., 535 vv., 554 vv.  
**BANTA** 68 v.  
**BARBER** 251.  
**BARRIER** 356.  
**BARRINGTON** 138.  
**BARTELS** 136.  
**BARTLETT** 88, 205, 232.  
**BARTSCH** 366 v.  
*Basilarchia* 231.  
**BATESON** 18, 40, 48, 65 vv., 84, 174 v.,  
 215, 219, 237, 263, 474, 533.  
**BAUR** 91, 169, 174, 214, 228, 263, 273,  
**BECHER** 370. [279, 299, 533.  
 begonia-regeneratie 36.  
**BELLING** 540 vv.  
**BENDERS** 51 vv., 60, 90 v., 301 vv.,  
 374 v., 453 vv., 475 v., 534 v.  
**BENEDICT** 228, 466 vv.  
**BERGH** (v. d.) 63.  
**BERGMANN** 373.  
**BERGSON** 370.  
*Betula lenta* 233.  
*B. pumila* 233.  
**BEYERINCK** 36, 48, 242.  
**BIERENS DE HAAN** 367 vv., 405 vv.,  
 biogenetische grondwet 529. [537 vv.  
**BIFFEN** 318.  
*Bison americanus* 232.  
 bisschopsteek 9.  
**BOLLEY** 478.  
 bontbladerigheid 91, 492 vv.  
**BOERHAAVE** 323.  
**BORDET** 41.  
**BORDON** 233.  
**BORING** 293.  
**BOS** 496.  
*Bos gaurus* 232.  
*B. indicus* 232.  
*B. taurus* 232.  
*Bosmina* 261.



- BOUIN 374.  
 BOURGELAT 356.  
 BOVERI 235.  
 BRACHET 189 v.  
 BRAINERD 227, 233.  
 BRANDES 448.  
*Branta canadensis* 297 v.  
 BRECHER 433 vv.  
 BREHM 368.  
 BREITENBECHER 274 vv.  
 BRESKA 446.  
 BRIEM 256.  
 BROCA 136.  
 BROMAN 529 v.  
 BROOKE 429.  
 BROOKS 331 vv., 345.  
*Bryonia alba* 18.  
*B. dioica* 18.  
 BUDDENBROCK 538.  
 BUFFON 324.  
*Bulbochaete* 383.  
 BURGEFF 379.  
 BURT 531.  
 BÜTSCHLI 340, 345.  
 BUYTENDIJK 367 vv.  
  
 CALKINS 244 vv.  
 CANDOLLE (DE) 180.  
*Canna* 440.  
*Capsella bursa pastoris* 236, 254.  
*C. bursa pastoris apetalata* 254.  
*C. collina* 254.  
*C. emarginata* 254.  
*C. grandiflora* 254.  
*C. heegeri* 236, 254.  
*Capsicum* 92.  
 CASTLE 117, 123, 136, 142, 248 vv.  
 CAULLERY 471.  
*Cavia* 80, 142.  
*C. cobaya* 448.  
*Certon* 366 v.  
*C. incanum* 367.  
*C. viaregis* 367.  
 certatie 377.  
 CHAMBERS 215 v.  
*Chara* 382 v.  
 chimaeren in tarwe 365 v.  
*Chlamydomonas* 380, 383 v.  
 chlorina-vormen 91.  
 chromosomen bij *Rosa* 546 vv.  
*Chrysanthemum arcticum* 216.  
*C. carinatum* 216.  
*C. coronarium* 216.  
*C. Decaisneanum* 216.  
*C. japonicum* 216.  
*C. leucanthemum* 216.  
*C. lavendulaefolium* 216.  
  
*C. Marchelli* 216.  
*C. morsifolium* 216.  
*C. nipponicum* 216.  
*Cinchona ledgeriana* 255.  
*Ciona intestinalis* 321.  
 citrina-vormen 91.  
*Cladoceren* 261 vv.  
*Cladosporium fulvum* 469.  
 clonen 244 vv.  
*Closterium* 383.  
*Colaptes* 231.  
*Colias corythema* 230 vv.  
 COLLINS 253.  
 complexiteit 70.  
 CONKLIN 321.  
 consanguine huwelijken 51 vv.  
 CONGDON 443.  
 copepoden 264 vv.  
 CORRENS 18, 25, 91, 263, 309, 318,  
*Cosmarium* 383. [451 v.  
 COULTER 233, 452 v.  
*Crataegomespilus Asneresi* 469 v.  
*C. Dardari* 469 v.  
*Crataegus* 228.  
 GREVELD (V.) 466 vv.  
 CRÉPIN 546.  
*Criodrilus* 423.  
 CRZELLITZER 457.  
*Cucurbita* 1 vv.  
*C. aurantiaca* 13 vv.  
*C. maxima* 1 vv.  
*C. moschata* 1.  
*C. Pepo* 1 vv.  
*Cygnops cygnoides* 297 v.  
*Cyprinus auratus* 233.  
*C. carpio* 233.  
 cytolyysinen 60.  
 CZERNY 305.  
  
*Dafila Spinicauda* 291.  
 DAHLGREN 254.  
*Daphnia* 261.  
*D. longispina* 69.  
*D. pulex* 69.  
 DARWIN 22 vv., 74, 169, 176, 215,  
 328 vv., 345, 368, 537.  
 DAVENPORT 133 vv., 473, 534.  
 DAVIS 203, 240.  
 dekandrie 254.  
 DELAGE 331, 345  
 DEMBOWSKI 432, 436.  
 DENAÏFFE 114.  
 DENDY 223.  
*Dianthus* 473.  
*Dicranella* 382.  
*D. cerviculata* 384.  
*D. heteromalla* 384.

- Diffugia corona* 244 vv.  
 DODGE 462.  
 DOHRN 408.  
 DOLLO 442.  
 DOMIN 253.  
 DOYER 453 vv.  
*Draparnaldia* 382.  
 DRIESCH 321, 370, 429.  
*Drosera longifolia* 547.  
*D. rotundifolia* 547.  
*Drosophila* 16 v., 230, 236 vv., 273, 542 vv.  
*D. ampelophila* 225, 239  
*D. melanogaster* 543.  
*D. virilis* 226.  
 DUBOIS 441.  
 DUERDEN 54.  
 DUERKEN 55 vv., 434 v.  
 DUESBERG 321.  
 duplicate factors 254.  
  
 EAST 370 vv.  
 EDINGER 305, 316.  
 EICHWALD 58 vv.  
 eikleur van hoenders 400 vv.  
 eliminatie 377.  
 EMBODY 59 v.  
 EMERSON 97, 111, 114, 453,  
 entbastaarden en infectie 468 vv.  
*Entosthodon fascicularis* 383.  
 epigenesis 324.  
*Epilobium* 485.  
*E. angustifolium* 229.  
*E. hirsutum* 229.  
*Equisetum* 227, 233, 382.  
 ERDMANN 244 vv.  
 erfactoren 84 v.  
 ERNST 218 vv.  
 ESCHERICH 304, 318.  
*Esox lucius* 59.  
*E. reticulatus* 59.  
*Eurytemora affinis* 264 vv.  
*E. hirundoïdes* 264 vv.  
*E. lacustris* 265 vv.  
 EVVARD 140, 161.  
 EWART 292.  
  
 FEENSTRA-SLUITER 255.  
 FIGDOR 407, 410, 423.  
 FISCHER 432.  
 FISCHER 319, 459 vv., 469, 530 v.  
 FLEISCHER 532.  
 FOCKE 220 vv., 227.  
 FODOR 58 v.  
 FRANCÉ 462 vv.  
 FRANZ 464 vv.  
 FREEMAN 461.  
  
 FRETS 115 vv.  
 FRIEDENTHAL 41, 48.  
*Fringilla carduelis* 294 vv.  
*F. spinus* 295 vv.  
 FRISCH 431 vv.  
 FRITSCH (v.) 448.  
 FRÖHLICH 198 v. [282.  
 FRUWIRTH 40, 48, 64, 198 v., 255 v.,  
*Fuchsia* 229.  
*Funaria* 382.  
*I. hygrometrica* 253, 383, 451.  
 FÜRST 120, 136.  
 FÜRTH 436.  
*Iusarium limi* 478 vv.  
  
 GAERTNER 26, 39, 171, 473.  
 GÄUMANN 459.  
 GALENUS 301.  
*Gallus bankiva* 16, 290, 400 vv.  
*G. fuscatus* 400 vv.  
*G. Lafayettei* 402 vv.  
*G. Sonnerati* 403 v.  
*G. Stanleyi* 402.  
*G. Temminckii* 400 vv.  
*G. varius* 400 vv.  
 GALTON 84, 331 vv., 345, 466.  
 GATES 44, 49, 203, 236.  
 GEERTS 203 vv.  
 GERASSIMOFF 285 vv.  
 GEROULD 229, 234.  
 geslachtsbeperkte erfelijkheid 16 vv.  
 geslachtsrijpheid 446.  
 geslachtstendens 451, 554 vv.  
*Geum* 214.  
*Gladiolus cardinalis* 220.  
*G. Childsi* 220.  
*G. colvillei* 220.  
*G. cruentus* 220.  
*G. gandavensis* 220.  
*G. lemoinei* 220.  
*G. naceianus* 220.  
*G. oppositiflorus* 220.  
*G. papilio* 220.  
*G. primulinus* 220.  
*G. princeps* 220.  
*G. psittacinus* 220.  
*G. purpureo-auratus* 220.  
*G. ramosus* 220.  
*G. saundersii* 220.  
*G. tristis* var. *concolor* 220.  
*G. turicensis* 220.  
 GODRON 39.  
 GOEDEWAAGEN 213, 241, 485.  
 GOETHART 396, 512.  
 GOETHE 73 vv., 465.  
 GOHLKE 42, 49.  
 GOLDMANN 313.

- GOLDSCHMIDT 68 v., 257 vv., 263, 292 vv., 421, 476 v., 532 v.  
 GORING 457.  
 GOTSCHLICH 60.  
 GOUBAIX 356.  
 GOWERS 305.  
 GRAY 400 vv.  
 GRÉGOIRE 542.  
 GREGORY 244 vv.  
 groei 426.  
 GROSS 374, 534 v.  
 GUYER 60 v., 299.  
*Gymnosporangium clavariaeforme* 469.  
*G. confusum* 469.  
 haarkleur bij menschen 533.  
 HAECKEL 72, 74, 328, 346, 465, 529.  
 HAECKER 47 vv., 263, 290, 299, 533.  
 HAENICKE 462.  
 HAGEDOORN, 20 v., 61 v., 174, 319.  
 HAGEM 535 v.  
 HAGEN 455.  
 HALLIER 72.  
 HANSEN 457.  
 haplomikten 380.  
 haplocombinationen 380.  
 HARAUCOURT 63.  
 HARLAND 259 v.  
 HARRIS 466 vv.  
 HART 306 vv.  
 HARTMANN 261 vv., 379.  
 HATSCHEK 407.  
 HEGNER 244 vv.  
*Hemitophila* 231.  
 HENSCHEL 39.  
 HERBERT 39, 220.  
 HERBST 431.  
 HERLANT 190 vv.  
 HERLITZKA 421.  
 HERON 457.  
 HERTWIG (O.) 34 vv., 49, 56, 340.  
 HERTWIG (R.) 261.  
 HERWERDEN (v.), 60 v., 68 v., 189 vv., 244 vv., 251 v., 257 vv., 261 vv., 294, 529 vv., 542 vv.  
 heterosis 372.  
 hexaploidie 548.  
 HEYMANS 82.  
*Hieracium* 214, 473.  
*H. aurantiacum* 219.  
*H. auricula* 219.  
*H. tridentatum* 267.  
 hinny 14.  
 HIPPEL (v.) 309.  
 HIPPOKRATES 301 vv., 324 vv.  
 HOFACKER 326, 346.  
 HOFSTEN (v.) 263 v.  
 HOLDEFLEISS 54.  
 HOLDEN 233.  
 HOLZKNECHT 450.  
 HONING 536 v.  
 hoofdvorm 115 vv.  
 HOTTES 220.  
 HOUTTE (v.) 220.  
 HOUWINK 16, 63, 137 vv., 289, 298 v., hubbard squash 3 vv. [300, ~400.  
 HUEBL 434.  
 HUEBNER 421.  
 HUEPPE 454.  
 huisrat 61.  
*Humulus* 92.  
*Hyla arborea* 439.  
 HYMANS v. D. BERGH, 305 vv.  
*Ichthyosaurus* 222.  
 identieke tweelingen 33.  
 infectieziekten 60 vv.  
 inteelt 370 vv.  
 intersexualiteit 257 vv., 476 v.  
 Irissen 228.  
 IWANOFF 292, 299.  
 JAEGER 340, 346.  
 JANDA 423.  
 JANSSENS 241.  
 japansche dwergmuizen 62.  
 JEFFREY 224 vv.  
 JENNINGS 80, 244 vv., 321.  
 JOCHEMS 143 vv.  
 JOHANNSEN 166 vv., 174, 215, 236, 244 vv., 263, 282, 299, 324 vv., 346, 459, 533.  
 JOHNSON 461.  
 JONES 370 vv.  
 JORDAN 180, 459.  
 JOSENHAUS 532.  
 JUEL 267.  
 Juke-familie 81.  
 KAJANUS 64 v., 97 v., 114, 378.  
 KAMMERER 65 vv., 408, 411, 417, 421, 430 vv.  
 kanker en erfelijkheid 475.  
 KATHARINER 434.  
 KAWACHI 305.  
 KENDALL 270.  
 KERMAUNER 448.  
 KERNER 221, 227.  
 kiemplasma 443 vv.  
 KIESEL 141, 161.  
 KIESSLING 198 v., 282.  
 KING 372.  
 KLEBAHN 461, 468 vv.  
 kleuren (boonen) 97 vv., 259, 277 vv.  
 kleuren (hoendereieren) 400 vv.

kleuren (mensen) 533.  
 kleuren (paarden) 284 v.  
 kleuren (runderen) 137 vv.  
 kleuraanpassing 430.  
 KNIGHT 39.  
 koekoekkleur bij hoenders 16.  
 KOELREUTER 171.  
 KON 150 vv.  
 konijn (rassen) 15, 45, 248 vv.  
 KOOIMAN 97 v., 111 vv., 213, 235 vv.,  
 253, 255 v., 259 v., 277 v., 289, 399.  
 koppeling bij ratten en muizen 250.  
 KOSSEL 46, 49.  
 KRAEMER 356.  
 KRAUS 41.  
 KROON 300, 347 vv.  
 KRUMMEL 87 v.  
 KUIPER 137 vv., 289 vv., 300.  
 KURZ 426.  
 KUTTNER 68 v.

*Lacerta serpa* 441.  
*L. vivipara* 440.  
*Lachenalia nelsoni* 228.  
 lakenvelder rundvee 137 vv.  
 LAMARCK 537.  
 lamarkisme 269 vv.  
*Lampronassa sponsa* 296 vv.  
 LANG 15, 115 vv., 136 vv., 161, 198 v.,  
 LANGE 42, 49. [263  
 LANGE (DE) 319.  
 Langshan-kippen 16.  
 LARSSON 373.  
 LASZLO 136.  
*Lathyrus* 84, 92.  
*L. latifolius* 93.  
*L. odoratus* 93, 225.  
 LAUGHLIN 138, 139, 161.  
 LEBER 91, 532.  
 LECHE 57.  
 LEEUWENHOEK 323.  
 LEHMANN 166, 180 vv., 205 v., 214.  
 LEHNDORFF 356.  
 LEICHTLIN 220.  
 LEK (V. D.) 459 vv., 468 vv., 478 vv.,  
 LEMOINE 220. [530 v.  
 LEPEHNE 319.  
*Leptinotarsa* 274 vv.  
*L. decemlineata* 276.  
*L. diversa* 276.  
*L. multitaeniata* 276.  
*L. m. melanothorax* 276.  
*L. oblongata* 276.  
*L. signaticollis* 276.  
*L. undecimlineata* 276.  
 LICHTENSTERN 374.  
 LIDFORS 228.

Genetica 11.

LICHTENSTERN 449.  
 LILLIE 191, 321.  
 LINNAEUS 177.  
 LINOSSIER 304.  
 LINT (DE) 264 vv.  
 LIPSCHÜTZ 448.  
 LLOYD-JONES 140, 161, 292, 299.  
 LOCK 378.  
 LOEB 321, 368, 426 v., 537 vv., 542 vv.  
 LOEWIT 444.  
 LOISEL 15.  
 LONG 462.  
 LOOSS 463.  
 LOSSEN 532.  
 LOTSY 1 vv., 54, 59 v., 63, 71 vv.,  
 87 v., 137, 162 vv., 200 vv., 269 vv.,  
 366 v., 379 vv., 385 vv., 474, 481 vv.,  
 536 v., 546 vv.  
 LUBARSCH 305, 316.  
 LUCAS 326, 346.  
*Lunaria* 91.  
 LUNDBERG 97 v., 112, 114.  
 LUNDBORG 373.  
 LUNDEGARDH 7.  
 LUTZ 203.  
 LYDTIN 356.  
*Lymantria* 68 v., 477.  
*L. dispar* 68, 257 vv.  
*L. japonica* 61, 257 vv.  
 MAC BRIDE 65 vv.  
 MAC CURDY 142.  
 MAC DOUGAL 229.  
 MAC LEOD 69 vv., 277.  
 MAGNUS 42, 49.  
 MALEBRANCHE 324.  
 MALINOWSKI 540 vv.  
 MANTEGAZZA 317.  
*Mantis religiosa* 411.  
 MARCHAL 253.  
*Mareca sibilatrix* 291.  
 MARTIUS 304 vv.  
 MATSSON 550 vv.  
 MAY 330, 346.  
 MAYER GMELIN 99, 117, 136.  
 mays (aleuronkleur) 452.  
 MECKEL 326, 346.  
*Medicago falcata* 535.  
*M. media* 535 v.  
*M. sativa* 535.  
*Meganostoma* 231.  
 MEGUSAR 422, 428.  
*Melampsora* (resistentie) 171, 185.  
*Melandrium* 91.  
 MENDEL 25 v., 61, 82 vv., 219, 339,  
 385, 473 v.  
 MENZER 304, 318.

*Mercurialis annua* 554 vv.

METER 413.

MEZ 42, 49.

MIDDLETON 244 vv.

MIES 136.

MIESCHER 46, 49.

*Mirabilis* 91 v.

*M. jalapa* 309.

*Monotremata* 223.

*Monophyllaceae* 423.

MORGAN 84, 88, 193, 226, 230, 235,  
246, 272 v., 288, 307, 370, 420,  
534, 537, 542 vv.

mossen (geslachtsbepaling) 253.

*Mougeotia* 383.

*Mucor* 40, 383.

MUDGE 45, 49.

MÜLLER 529, 543.

MUFTIC 423.

muilnier en muilezel 14, 214, 292.

muizenkruisingen 471 vv.

mule 14.

MULLER 239, 243.

*Mus decumanus* 445.

*M. musculus* 444.

*M. norvegicus* 61.

*M. rattus* 61, 445.

*Musa* 440.

*Mutinus caninus* 531.

*Myoxus glis* 412, 444.

NACHTSHEIM 239.

NAEF 71 vv.

NAEGELI 25 v., 330, 346.

narcissen 228.

NASSE-NORNER 532.

NAUDIN 19 v.

navelappelen 83 v.

navelkleur (*Vicia Faba*) 193 vv.

NEAVES 270.

NEMEC 193, 199.

NESS 77 v.

*Netta rufina* 291.

NETTLESHIP 90 v.

*Neuroterus lenticularis* 36.

*Nicotiana paniculata* 22.

*N. rustica* 22.

NILSSON (HERIBERT) 162 vv., 205,  
214, 241, 373 vv., 473, 545 v.

NILSSON-EHLE 115 vv., 136, 373, 530.

NORTON 97, 111 vv.

NUSSBAUM 340, 346.

NUTTALL 41, 49.

*Oedogonium* 383.

*Oenothera* 16, 44, 93, 200 vv., 214,  
229, 230, 235 vv., 385 vv., 543 vv.

*O. albida* 481 vv.

*O. albive* 526.

*O. biennilaeta* 32, 200, 387, 481 vv.

*O. biennilaeta caulipunctata* 512 vv.

*O. biennilaeta gigas* 200 v.

*O. biennis* 89, 215, 386 vv., 481 vv.

*O. biennis cruciata* 205.

*O. biennis semigigas* 205.

*O. biennis sulfurea* 494 vv.

*O. biennivelutina* 32, 387, 481 vv.

*O. biennivelutina sulfurea* 494 vv.

*O. bullata* 526.

*O. chlorina* 526.

*O. coerulea* 496 vv.

*O. coerulea diluta* 502 vv.

*O. epilobioides* 484 vv.

*O. excelsa* 204.

*O. fallax* 483.

*O. fallax sulfurea* 494 vv., 509.

*O. flavosepala* 526.

*O. gigantea* 205.

*O. gigas* 171, 201 vv., 375.

*O. gigas nanella* 201 vv.

*O. gracilis* 496 vv.

*O. gracilis diluta* 496 vv.

*O. grandiflora* 89.

*O. Heriberti* 525.

*O. hirtella* 202.

*O. Hookeri* 88 v.

*O. lacinata* 527.

*O. laevifolia* 514 vv.

*O. Lamarckiana* 32, 89, 167, 171, 201  
vv., 215, 277, 375, 386 vv., 481 vv.,  
545 vv.

*O. Lamarckiana flavescens* 545 vv.

*O. lata* 202.

*O. linearis* 481 vv.

*O. mulamarckiana* 500 vv.

*O. muricata* 386 vv., 483 vv.

*O. murilaeta* 200, 387, 516 vv.

*O. murilaeta coerulea* 522.

*O. murilaeta gigas* 201, 485, 488 vv.

*O. murivelutina* 485, 516 vv.

*O. nanella* 514 vv.

*O. parvifolia* 527.

*O. plicata* 527.

*O. pratensis* 205.

*O. rubrosepala* 504.

*O. semigigas* 204.

*O. semilata* 526.

*O. stenomeres* 205.

*O. stricta* 204.

*O. subfallosides* 509 vv.

*O. sublinearis* 202.

*O. submulamarckiana* 506 vv.

*O. sulfurea* 494 vv.

*O. violacea-sepala* 526.

- Onagra* 201.  
 ontogenese 529.  
 oogkleur (menschen) 533.  
 OORT (v.) 401.  
 oranjeappel 12 vv.  
*Orthotrichum* 382.  
 OSTENFELD 214 vv., 267.  
 OSTERHOUT 370, 537.  
 Ostracoden 429.  
 OSTWALD 427, 436.  
 oudworden 446.  
 OVERTON 192.  
 ovisten 323.  
  
*Paguridae* 442.  
 pangenesi 328.  
*Papaver dubium* 377 v.  
*P. laevigatum* 377 v.  
*P. rhoeas* 377 v.  
*P. somniferum* 64 v  
 parallelinductie 443.  
*Paramaecium* 80.  
*P. aurelia* 244 vv.  
*P. caudatum* 244 vv.  
 parasitisme 462 vv.  
 parasitische schimmels 459 vv.  
*Paratettix* 231.  
 parthenogenesis 1, 19.  
 PASCHER 379.  
 PAULY 370, 407.  
 PEARL 78 vv., 371.  
 PEARSON 138, 457, 467.  
*Pelargonium* 91 v.  
*Penicillium* 462.  
 pentaploïde vormen 548.  
 PERMYS 63.  
*Peronospora parasitica* 459.  
*Phacochocerus* 57.  
*Phaseolus multiflorus* 278 vv.  
*P. vulgaris* 97 vv., 260, 277 vv.  
*Phycomyces* 380.  
*Physcomytrium pyriforme* 383.  
*Pieris brassicae* 433.  
 PIRQUET 430.  
*Pirus communis* 2 v.  
*P. malus* 2 v.  
*Pisum* 239, 273.  
*P. sativum* 543.  
 PLANK (v. D.) 300, 347 vv.  
*Plantago lanceolata* 476 v.  
 plasmatische erfelijkheid 16, 385 vv.  
 plasticiteit 70.  
 PLATE 474, 533.  
 PLATO 73.  
 Plymouth rock-hoenders 16.  
 POGONAWSKA 439.  
*Poicilonetta bahamensis* 296 vv.  
  
*Polacanthus Foxi* 222.  
*Polionetta poecilorhyncha* 291.  
 POLL 40, 49, 201 vv.  
*Polygordius* 539.  
 polymerie-theorie 115 vv.  
*Polypodiaceae* 228..  
*Polysiphonia* 384.  
 PONCET 304.  
 POPENOE 81.  
 PORTHEIM (v.) 407, 426.  
*Porthesia* 539.  
*Potamogeton* 229.  
 POULTON 433.  
 praeformatisten 323.  
 PREUSZ 42, 49.  
*Primula* 25, 92.  
 PROBST 460.  
 prohibitie 377.  
 PROSKOWETZ 256.  
*Proteus anguineus* 410, 421.  
*Prunus* 228.  
 PRZIBRAM 67, 405 vv.  
*Pterodactylus* 222.  
*Puccinia graminis* 461.  
*P. Hieracii* 461.  
*P. Smilacae* 461.  
*P. tritici* 463.  
  
*Quercus* 229.  
*Q. complanata* 78.  
*Q. lyrata* 77 v.  
*Q. minor* 77.  
*Q. nigra* 77.  
*Q. virginiana* 77 v.  
*Quiscalus* 231.  
  
 RABAUD 471 vv.  
 RASMUSON 373, 377 v.  
 ratten 45, 61.  
 RAUBER 312.  
 RAUNKIAER 181 vv., 267.  
 RAUTHER 30, 31, 49.  
 regeneratie 419.  
 regenscherm 9 vv.  
 REIMERS 158.  
 reine Liniën 166 vv.  
 REINKE 278.  
 RENNER 88, 93, 200, 204, 214, 241,  
 RETZIUS 120, 136. [399, 523.  
*Rhinanthus* 169.  
*Rhizopus* 383.  
*Rhododendron* 229.  
 RICKERT 465.  
 RIDDLE 477.  
 RIETEMA 454.  
 rioolrat 61.  
 ROBERTSON 427.

- ROEMER 256.  
 ROESSLE 316.  
 ROLOFF 356.  
 ROMANES 368.  
 ROQUE 304.  
*Rosa* 228, 547 vv.  
*R. acicularis* 548.  
*R. Afzeliana* 547.  
*R. agrestis* 547.  
*R. arkansana* 547.  
*R. Banksiae* 548.  
*R. beggeriana* 548.  
*R. blanda* 548.  
*R. britzensis* 549.  
*R. canina* 547.  
*R. carolina* 548.  
*R. centifolia major* 548.  
*R. centifolia muscosa* 549.  
*R. chinensis* 548.  
*R. cinnamomea* 548.  
*R. coriifolia* 547 vv.  
*R. dahurica* 548.  
*R. damascena* 548.  
*R. Davidi* 548.  
*R. Dingleri* 550.  
*R. dumetorum* 547 vv.  
*R. elegantula* 548.  
*R. fedtschenkoana* 548.  
*R. Fendleri* 548.  
*R. gallica* 548.  
*R. glauca* 547.  
*R. glutinosa* 550.  
*R. gymnocarpa* 548.  
*R. hemisphaerica* 548.  
*R. Hugonis* 548.  
*R. humilis* 548.  
*R. hungarica* 550.  
*R. involuta* 549.  
*R. junzillanae* 547.  
*R. Klukii* 550.  
*R. laxa* 548.  
*R. libanotica* 550.  
*R. lindica* 549.  
*R. lucens* 548.  
*R. lucida* 548.  
*R. lutea* 548.  
*R. macrophylla* 548.  
*R. manca* 548.  
*R. mierantha* 550.  
*R. microphylla* 548.  
*R. Moyesii* 548.  
*R. nitida* 548.  
*R. nitidula* 550.  
*R. nutkana* 548.  
*R. omeiensis* 548.  
*R. omissa* 550.  
*R. pendula* 549.  
*R. pendulina* 548.  
*R. persica* 548.  
*R. pimpinellifolia* 548.  
*R. pisocarpa* 548.  
*R. pomifera* 550.  
*R. pratincola* 548.  
*R. rubiginosa* 550.  
*R. rubrifolia* 547 vv.  
*R. rugosa* 548.  
*R. Seraphina* 550.  
*R. sericea* 548.  
*R. sertata* 548.  
*R. setipoda* 548.  
*R. sicula* 550.  
*R. stylosa* 547 vv.  
*R. Sweginzowii* 548.  
*R. sylviscola* 550.  
*R. tomentosa* 547.  
*R. trigintipetala* 548.  
*R. turbinata* 549.  
*R. villosa* 547.  
*R. Webbiana* 548.  
*R. Wilmottiae* 548.  
*R. Woodsii* 548.  
*R. zagabiensis* 550.  
 Rosaceae 228.  
 ROSEN 214.  
 ROSENBERG 267, 548.  
 ROUX 406.  
 RUBNER 468.  
*Rubus* 172, 227 v., 234.  
 RÜDIN 457.  
 SACHS 39, 50, 312.  
 SAHLI 469 vv.  
*Salamandra atra* 439 vv.  
*S. maculosa* 430, 439 vv.  
*Salix* 162 vv., 183, 214, 234.  
*S. alba* 165.  
*S. amcrinoides* 165, 170.  
*S. aurita* 165, 172.  
*S. caprea* 163 vv.  
*S. babylonica* 165.  
*S. cinerea* 165, 172.  
*S. daphnoides* 163 vv.  
*S. monandra* 165, 170.  
*S. nigricans* 165, 172.  
*S. pendulifolia* 165, 170.  
*S. phyllcifolia* 172.  
*S. purpurea* 165.  
*S. repens* 165.  
*S. viminalis* 163 vv.  
*Salix bastaerden* 165, 473.  
*Saltatoria* 422.  
 SARGENT 78, 228.  
 SCHALL 434.  
 SCHAXEL 267 vv.

- SCHELVER 39.  
 SCHERMERS 81 v.  
 SCHLEGEL 87 v.  
 SCHLÜTER 455 vv.  
 SCHMIDT 82 v.  
 SCHNEIDER 370.  
 SCHOUTEN 61 v., 81 v., 84 v.  
 SCHULTZ 45, 50.  
*Secale* 541.  
 SECEROV 431, 443.  
 semi-steriliteit 540 vv.  
 SEMON 266 vv.  
 SENNEBIER 418, 431.  
*Septoria lycopersici* 469 vv.  
*Serinus canarius* 295 vv.  
 SETTEGAST 351 vv.  
 SHAMEL 83 v.  
 SHARP 193, 199.  
 SHAW 97, 111 vv.  
 SHULL 97, 111, 114, 236, 254.  
*Sida* 261.  
 SIRKS 22, 27 vv., 63 vv., 69 vv., 82 v.,  
 85 vv., 91 vv., 97 vv., 181, 193 vv.,  
 248 vv., 255, 267 vv., 271 vv., 285 vv.,  
 323 vv., 365 v., 370 vv., 375 vv.,  
 532 v., 540 vv., 545 vv., 553 vv.  
 SIX 494.  
 SLYE 475.  
 SMITH 60 v.  
*Solanaceae* 218.  
*Solanum* 206.  
*S. Darwinianum* 470.  
*S. Gaertnerianum* 470.  
*S. Koelerianum* 470.  
*S. lycopersicum* 469.  
*S. nigrum* 469 v.  
*S. proteus* 469.  
*S. tubingenense* 469.  
 soortsvraagstuk 1, 459 vv.  
*Sorbus* 228.  
*S. americana* 228.  
*S. aucuparia* 228.  
*S. sambucifolia* 228.  
 SPENCER 326 vv., 346.  
*Sphaerocarpus Donelli* 253.  
*S. terrestris* 253.  
*Sphagnum* 227.  
*Sphodromantis bioculata* 411, 425, 428.  
*Spinacia oleracea* 203.  
*Spirogyra* 285 vv., 382 v.  
*Squillidae* 429.  
 stamboekinschrijving 347 vv.  
*Staurastrum* 383.  
 STEINACH 374, 407, 409, 433, 445 vv.  
 STEINER 461.  
 STEINMANN 221.  
 steironothie 291.  
 STEPHAN 292.  
*Stigeoclonium* 382.  
 stirp 338.  
*Stizolobium* 540 vv.  
 STOCKING 244 vv.  
 STOMPS 96, 203 vv., 215, 530 v.  
 STOUT 476 v.  
 STRASBURGER 203, 217, 340, 547, 555.  
 STRAUB 313.  
 STRÜMPPELL 302.  
*Struthio australis* 54.  
*S. camelus* 54.  
 STURTEVANT 84, 226.  
*Stylonychia pustulata* 244 vv.  
 substitutie 377.  
 SUMNER 444 v.  
 SWAMMERDAM 324.  
 SZTERN 429.  
 TÄCKHOLM 547 vv.  
*Taenia Solium* 463.  
 TAHARA 216.  
 TAMMES 84 v., 117 vv., 136.  
 TANDLER 306 vv., 374, 447.  
*Tatusia* 32.  
 TEDIN 373, 378 v.  
 teekening van runderen 137 vv.  
 tetraploïde vormen 548 vv.  
*Thalictrum minus* 217.  
*T. purpurascens* 217.  
*Thaumalea amhersti* 87 v.  
*T. obscura* 87 v.  
*T. picta* 87 v.  
 THOMA 121, 136.  
 THOMAS 87 v.  
 THOMSON 85 vv.  
 THULIN 373.  
 TIROLA 423.  
 TISCHLER 271 vv., 290, 299.  
 TISDALE 478.  
 TIEBBES 87 v., 97 v., 111 vv., 162,  
 263 v., 284 v.  
 TÖRÖK 122, 136.  
 tokonothie 291.  
 TOWER 274 vv.  
 TRACY 114.  
 TRÉLAT 303.  
 TRELEASE 229.  
 Triploïde vormen 549 vv.  
*Triticum* 541.  
 Tritonen 426.  
 TRITSCHLER 198 v.  
 TSCHERMAK (A. v.) 54.  
 TSCHERMAK (E. v.) 97, 111 vv., 256 v.,  
 277 vv., 378.  
 TCHISTOWITSCH 41.  
 tuberculose 453.



- tulpen 219, 228.  
 TUNQUIST 443.  
 turksche muts 3 vv.  
*Turtur auritus* 295 vv.  
*T. risorius* 295 vv.  
 tweelingen 88.  
  
 UHLENHUTH 41, 50, 443, 446.  
*Ulothrix* 382.  
*Urtica* 91.  
*U. Dodartii* 318.  
*U. pilulifera* 318.  
  
*Vanessa* 433.  
 variegata-vormen 91.  
 vegetable marrow 9 vv.  
*Verbascum* 22 vv.  
*V. blattaria* 25 vv.  
*V. lychnitis* 23 vv.  
*V. phoeniceum* 24 vv., 40.  
*V. thapsiforme* 40.  
*V. thapsus* 22 vv.  
 verjongingsproeven 409.  
*Veronica* 214.  
*Verticillium* 478.  
 verwanten huwelijken 51 v.  
 verwantschap 27 vv., 90 v.  
 VERWORN 475.  
*Vicia Faba* 193 vv.  
*Vigna sinensis* 259 vv.  
 VILLEMIN 449.  
*Viola* 227, 233.  
 VIRCHOW 302.  
 Vivarium (Weenske) 405 vv.  
 VOORHOEVE 319.  
 vormverandering 439.  
 VRIES (DE) 64, 88 v., 201 vv., 230,  
 321, 331 vv., 346, 481, 494, 504,  
 537.  
  
 WALTHER 54, 149, 161, 284, 443.  
  
 WEINBERG 455 vv.  
 WEISMANN 57, 69, 331 vv., 346,  
 WEISS 214. [419 vv.  
 WERBER 421.  
 WENTWORTH 139, 140 vv., 161, 284.  
 WETTSTEIN (V.) 379 vv.  
 WHITE 239, 273, 378.  
 WHITEHEAD 293.  
 WHITMAN 312.  
 WIBAUT-ISEBREE MAENS 265 vv.  
 WICHLER 473.  
 WICHURA 171, 187, 473.  
 WIERSMA 82.  
 WILCKENS 224.  
 WILDE (DE) 90 v.  
 WILSDORF 357.  
 WILSON 139 vv., 161, 189, 321.  
 WILTON 142, 300.  
 WINGE 91 vv., 216 vv., 225, 284 v.  
 WINKLER 206, 286 v.  
 WISSELINGH (V.) 285 vv.  
 WITTRICK 95.  
 WODSEDALEK 292 vv.  
 WOLFF 324.  
 WOLK (V. D.) 94 vv.  
 WOLTERECK 68 v.  
 WOODRUFF 247.  
 WOODS 82.  
 WRIGHT 138 vv., 161.  
  
 Xenia 54.  
  
 YAMPOLSKY 554 vv.  
  
 ZADE 42, 50.  
 zebrinnen 15, 292.  
 zebrulen 15, 292.  
 ZIEGLER 287 v.  
 ZUELZER 444.  
*Zygnema* 383.  
 zijdehoenders 16.





**I. A. B. I. 75.**

IMPERIAL AGRICULTURAL RESEARCH  
INSTITUTE LIBRARY  
NEW DELHI.

[illegible]